

CONDITIONS BIOPHYSIQUES DU DECLENCHEMENT
DU SIGNAL SONORE CHEZ *HYLA MERIDIONALIS*
(AMPHIBIEN ANOURE)

par Madeleine PAILLETTE

Laboratoire de Physiologie Acoustique, I.N.R.A., 78 - Jouy-en-Josas

SOMMAIRE

MATERIEL ET METHODES	253
RESULTATS	264
Expérimentation en « phase active »	264
Expérimentation en « phase sensible »	265
DISCUSSION DES RESULTATS	291
CONCLUSION	293
RESUME	296
SUMMARY	297
BIBLIOGRAPHIE	298

Cette étude est une approche expérimentale de mécanismes mis en jeu dans la communication animale.

Pour qu'il y ait information, il faut que des événements soient reconnus comme distincts. Ceci implique des critères d'identification permettant de reconnaître et de classer ces événements. Les recherches actuelles sur la « reconnaissance des formes » tendent à analyser les critères conduisant à cette classification (1). Nous nous sommes intéressée à ce problème en tant qu'éthologiste, en portant particulièrement notre attention aux informations provenant des congénères, c'est-à-dire à la communication animale et aux mécanismes d'intégration des signaux.

* Cf. Pimonow (1969). Introduction à la Bioinformatique.

Une première classification des signaux environnant l'animal est assurée par les divers récepteurs sensoriels. Nous retiendrons ceux détectés par l'ouïe. L'étude des signaux acoustiques est l'une des plus récentes. Elle n'a pu être entreprise que lorsque le développement des techniques d'enregistrement, d'analyse et de synthèse des sons a rendu possible le stockage, l'analyse et la modification systématique des paramètres sonores. Les travaux sur la recherche des paramètres efficaces des signaux acoustiques concernent principalement la signalisation chez les Oiseaux (Busnel et Giban, 1960 ; Falls, 1962 ; Thielke, 1962 ; Brémond, 1968 ; Emlen, 1968, etc...) et chez les Insectes Orthoptères (Busnel, R.G., Dumortier, B., Busnel, M.C., 1956 ; Jones, 1966 ; Shaw, 1968, etc...).

Chez les Amphibiens, des travaux, peu nombreux, ont porté sur les espèces américaines. Awbrey (1965) s'est intéressé aux réactions des femelles de diverses espèces aux signaux des mâles. Schmidt (1964) et surtout Capranica (1965) aux paramètres des signaux acoustiques déclencheurs de phonoréponses chez les mâles. Le premier chez *Hyla crucifer* et *Pseudacris t. triseriata*, le second chez *Rana catesbeiana*. La rainette, *Hyla arborea*, a été rapidement étudiée du même point de vue par Busnel et Dumortier (1955).

De l'ensemble des résultats, il ressort que le nombre de paramètres utiles pour la reconnaissance du signal est extrêmement variable selon les espèces et la réaction en cause. Dans certains cas, un très petit nombre de paramètres déclenchent la réaction, au point que les femelles peuvent ne pas distinguer le signal de leur propre espèce et que les mâles répondent à toutes sortes de bruits allant du top du métronome au ronronnement d'un moteur. A l'opposé, les mâles de *Rana catesbeiana* ne répondent même pas aux signaux de tous les mâles de l'espèce. Capranica (1965) a pu mettre en évidence des règles de construction des signaux déclencheurs : présence exclusive et dans des rapports fixés d'énergie sonore dans deux bandes de fréquences déterminées.

Pour notre part, nous avons étudié les critères de reconnaissance du signal d'appel dans les phénomènes d'interaction acoustique qui se produisent entre mâles d'Anoures. Le test utilisé est le déclenchement de la réaction d'appel en réponse à des signaux dont les paramètres physiques sont systématiquement modifiés.

Le matériel d'étude est une rainette de la faune française *Hyla meridionalis* Boettger. Cette espèce a été choisie car la période saisonnière d'activité acoustique est longue, les réponses déclenchées sont faciles à identifier et la forme du signal d'appel est assez aisée à reproduire à l'aide de l'équipement électro-acoustique à notre disposition.

Rappelons tout d'abord les caractéristiques des signaux émis par cette espèce (Paillette, 1969-1970).

I. — Le répertoire des signaux acoustiques de l'espèce *Hyla meridionalis* se compose, dans les conditions naturelles, de quatre types de signaux émis par les mâles. Ce sont, dans l'ordre de fréquence d'occurrence : les signaux d'appel, de rivalité, de contact physique et les signaux intermédiaires.

II. — Les signaux d'appel peuvent être émis en l'absence de stimulations provenant des congénères alors que les autres signaux sont émis en réponse à des stimulations spécifiques visuelles ou auditives pour les signaux de rivalité et intermédiaires, tactiles pour les signaux de contact physique.

Parfois, des signaux que j'appellerai de « manipulation » sont déclenchés lorsque des individus mâles ou femelles sont brusquement saisis ou malmenés.

III. — Sauf pour les signaux de manipulation, qui bien que rarement déclenchés peuvent l'être en tous temps, les autres signaux sont émis principalement dans la première partie de la nuit d'avril à juin (« phase active ») lorsque les animaux sont réunis dans les frayères.

IV. — Le maximum d'énergie sonore de tous ces signaux est situé entre 1 000 et 2 000 Hz. Ils sont tous de forme multi-impulsionnelle, mais se différencient par le nombre et la cadence de leurs impulsions.

V. — Les signaux d'appel (fig. 1) se composent de 30 à 50 impulsions (en moyenne 40). La cadence des impulsions est d'environ 100/s à 16° C. Elle double avec une augmentation de température de 10° C. Le signal dure de 300 à 600 ms. Les signaux d'appel sont émis par séquences. Les temps de silence séparant les signaux d'appel successifs au cours d'une séquence sont, le plus souvent, compris entre 1 et 3 s (fig. 1).

VI. — Le signal d'appel déclenche les appels des mâles en présence, d'où résulte la synchronisation des séquences d'appel individuelles en séquences d'appel collectif (chœur).

Au cours d'une séquence d'appel collectif, les appels individuels ne sont pas synchronisés, au contraire, ceux des animaux voisins se succèdent en duos ou, au maximum, en trios. Ce phénomène est surtout apparent si deux ou trois individus sont relativement isolés du groupe.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

MATÉRIEL BIOLOGIQUE.

Les enregistrements et expériences sont effectués sur des

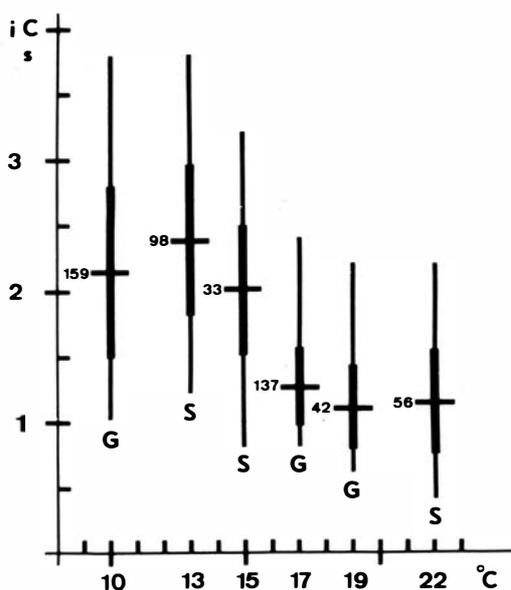
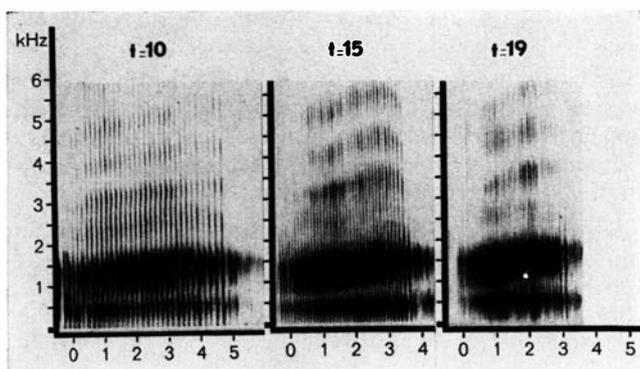


Fig. 1. — Caractéristiques de signaux d'appel.

En haut : Sonogrammes de signaux d'appel. Trois échantillons à diverses températures : 10, 15 et 19° C.

En bas : Durée des silences entre coassements en fonction de la température.

En abscisse : la température en ° C.

En ordonnée : la durée des silences en s.

Le tiret médian indique la position de la moyenne ; le trait épais, reporté de part et d'autre, la valeur d'un écart-type et le trait fin, l'étendue totale de la distribution. Les chiffres représentent le nombre de mesures. G indique si les séquences sont émises par un animal criant avec des congénères et S s'il est seul.

animaux libres dans leurs frayères naturelles, dans des conditions de semi-liberté, ou encore en captivité.

— *en nature* : les stations, étudiées au printemps, sont situées dans les départements suivants : Vendée, Charente-Maritime et Gironde à l'Ouest, Bouches-du-Rhône et Pyrénées Orientales, au Sud.

— *en semi-liberté* : un biotope, reconstitué suivant les observations recueillies dans la nature, est aménagé à proximité du Laboratoire. Dans un espace où l'ensoleillement est maximum, on a construit quatre bassins indépendants d'environ 5 m de diamètre et 1 m de profondeur. Ils sont remplis d'eau. Le fond est comblé aux trois quarts par de la vase dans laquelle une végétation, provenant de frayères à rainettes, a été transplantée. Un abri permet les observations et l'installation du matériel d'enregistrement. L'ensemble d'environ 11 × 15 m est entièrement clos d'un grillage à mailles fines. Les rainettes sont retenues à l'intérieur mais les insectes peuvent y pénétrer. Ils servent de nourriture aux animaux captifs : celle-ci est cependant complétée par un apport de larves de grillons et de criquets.

— *en captivité* : les cages cubiques, de 30 cm de côté, sont construites en grillage afin de permettre l'enregistrement sonore. Elles sont garnies d'un bac d'eau, de plantes naturelles et de quelques pierres.

Des conditions régnant à l'intérieur du Laboratoire altérant la rythmicité et le nombre de manifestations du comportement acoustique, les cages sont installées à l'extérieur, en plein air. Elles ne contiennent chacune qu'un seul animal. Les animaux sont nourris de vers de farine, de drosophiles, de larves de grillons et de criquets. La nourriture est volontairement donnée à des heures irrégulières afin d'éviter un conditionnement à un rythme de nourrissage. Dans ces conditions, l'activité vocale est comparable à celle des animaux libres.

Les rainettes proviennent des Bouches-du-Rhône, des Pyrénées Orientales et du Var.

MATÉRIEL ÉLECTRO-ACOUSTIQUE.

Diffusion. — Les matériels utilisés pour la diffusion des signaux expérimentaux sont : magnétophone Nagra III B, amplificateur de puissance Kudelski, type DH, haut-parleur Medomex (Vega). La bande passante de cette chaîne est de 500 - 12 000 Hz (± 5 dB).

Modification des signaux naturels. — L'élimination de fréquences est assurée par un filtre Belin, type F 620. La modification de la durée de la cadence est réalisée par le découpage aux ciseaux de la bande magnétique enregistrée à grande vitesse : 152 cm/s, sur Ampex 307.

Synthèse des signaux. — Les schémas de montage utilisés dans la synthèse des signaux sont représentés dans la fig. 2. Les matériels utilisés sont les suivants :

— les fréquences sont produites par un appareil Heathkit : audio-generator, modèle G 72 E. Le bruit blanc est donné par un générateur Radiophon, type 13908 auquel est associé un filtre Belin, type F 620.

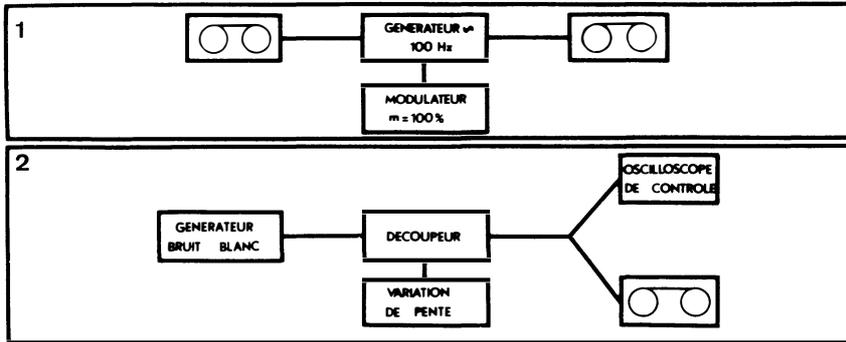


Fig. 2. — Schémas de montage des appareils : 1) modulation de l'amplitude sonore des signaux ; 2) découpage et variation de pente des signaux.

— l'amplitude du niveau sonore est modulée à l'aide de générateur de fréquences sinusoïdales et d'un appareil construit au laboratoire. La forme de l'enveloppe est modifiée par l'intermédiaire d'un Electronic Switch, modèle 829 E, Grason-Stadler.

— la modification du rythme et de la cadence s'effectue à l'aide d'un Interval Timer, modèle 471-1 Grason-Stadler.

MÉTHODE D'ÉTUDE DES PARAMÈTRES PHYSIQUES DES SIGNAUX DÉCLENCHEURS.

Le rôle d'un paramètre physique dans le déclenchement de la réponse vocale est déterminé par la comparaison entre les réactions induites par le signal témoin et par ce même signal, mais modifié expérimentalement.

Lorsque l'on modifie un paramètre, non seulement ce paramètre est changé, mais aussi ses relations avec l'ensemble des autres. Donc, chaque paramètre est étudié dans diverses conditions de rapports avec les autres, afin de préciser si les différences entre les valeurs réactogènes des signaux, dont l'un des paramètres est soumis à l'étude, sont dues à la modification du paramètre lui-même ou à celle de ses relations avec l'ensemble.

Les paramètres étudiés sont : la fréquence sonore, la modulation périodique de l'amplitude, la forme de l'enveloppe, la durée et les intervalles de temps entre signaux successifs. L'influence de

la variabilité de la grandeur de ces paramètres a été également analysée.

Les signaux expérimentaux sont : soit des cris normaux soumis à un filtrage ou à un découpage, soit des signaux entièrement synthétisés.

Les animaux ayant servi aux expériences sont des mâles dans leur milieu habituel : le territoire qu'ils se sont choisis dans la frayère si l'expérience a lieu en nature, les cages où ils sont isolés s'ils sont captifs. Le haut-parleur est placé à 1 ou 2 m de l'animal d'expérience.

Protocole expérimental. — Les tests ont lieu au cours des quelques heures qui précèdent et qui suivent la période nocturne d'activité vocale. Si, lors de la diffusion d'un signal, un coassement est déclenché au cours de la première minute de l'émission expérimentale, le test, considéré comme positif, est aussitôt interrompu.

La durée des intervalles qui séparent les tests successifs varie entre 1 et 2 mn. A la fin de 5 à 10 tests, une pause plus longue est respectée. Ces silences servent de contrôle, ils permettent de s'assurer que les coassements entendus sont, selon toute probabilité, effectivement provoqués. Les signaux sont testés successivement et au hasard. Ils sont diffusés au même niveau sonore.

Si, pour le paramètre étudié, la série expérimentale comporte plus de deux signaux différents, ceux-ci sont tout d'abord testés en *bloc*, c'est-à-dire tous en succession et dans un ordre aléatoire afin d'avoir des séries expérimentales homogènes pour l'ensemble des signaux servant à l'analyse du paramètre en question. Puis, lorsqu'un ordre entre les pouvoirs réactogènes des différents signaux de la série commence à être mis en évidence, les signaux sont à nouveau testés par *paire* d'ordre de réactivité voisin afin de comparer la valeur des modifications apportées de manière plus précise.

Discussion du protocole expérimental. — La mise au point du protocole expérimental s'est faite après un certain nombre d'essais qui ont permis d'analyser et de choisir les critères de la réponse. Puisqu'il s'agit d'étudier le déclenchement d'une réponse vocale, il faut s'assurer que l'émission sonore de l'animal n'est pas fortuite et qu'elle est bien une réaction au signal diffusé. Il faut donc évaluer la probabilité d'émission spontanée d'un coassement. Dans les conditions naturelles, l'activité vocale se situe principalement en fin d'après-midi et dans la première partie de la nuit. Les essais de stimulations acoustiques ont montré qu'il est possible de déclencher des phonoréponses pendant les quelques heures « phase sensible » qui encadrent la période d'activité vocale nocturne « phase active », c'est-à-dire pendant une période au

cours de laquelle l'émission de coassements spontanés est improbable (fig. 3).

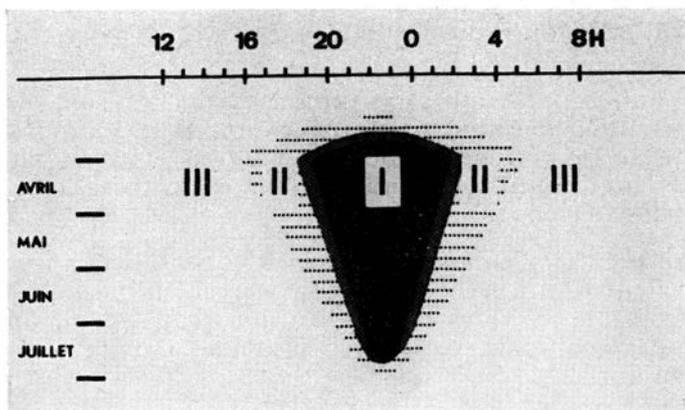


Fig. 3. — Représentation schématique du rythme nyctéméral d'activité sonore et de sensibilité aux stimulations acoustiques.

- I. Phase d'activité vocale spontanée (en noir et grisé foncé).
 - II. Phase silencieuse mais sensible aux excitations acoustiques qui provoquent alors des phonoréponses (en pointillé).
 - III. Phase silencieuse et insensible, pendant laquelle les excitations acoustiques ne provoquent qu'occasionnellement une phonoréponse (en clair).
- Les durées et le début de ces différentes phases varient selon les individus, la saison et les conditions météorologiques.

Durant la « période sensible » (« phase active » + « phase sensible »), l'animal n'est pas à tout instant également excitable. En effet, un signal donné, émis à une intensité sonore donnée, déclenche ou non la réponse selon que le moment du test est plus ou moins proche de la période d'activité spontanée. Si le moment de la stimulation s'approche de la « phase active », le délai ou temps de réaction qui sépare le début de la diffusion du signal de la première réponse s'abrège. De même, les réponses, qui au début de la « phase sensible » (1) étaient peu nombreuses et cessaient avant la fin de la stimulation, l'accompagnent de plus en plus longtemps et se prolongent après son arrêt. Puis les animaux plus éloignés de la source sonore commencent à répondre. Enfin, l'intensité du signal déclencheur peut être fortement atténuée. La réponse vocale se caractérise donc par *l'heure du déclenchement des premiers cris, le temps de réaction, le nombre de réponses émises en un temps donné, l'intensité sonore efficace du signal et le nombre d'animaux actifs.*

(1) Dans la suite de l'exposé, lorsque nous parlerons de « phase sensible », nous ferons allusion à la « phase sensible » qui précède la « phase active ». Pendant la « phase sensible » qui suit la « phase active » les phénomènes sont comparables, mais se déroulent en sens inverse.

Si deux signaux différents A et B sont, par exemple, testés successivement, le premier commence à déclencher les phonoréponses à un temps t_0 et le signal B ne sera efficace qu'ensuite au temps t_1 . Mais alors, bien que les signaux A et B provoquent tous deux des réactions, le temps de réaction au signal B sera plus long, les réponses moins nombreuses et l'intensité sonore liminaire de déclenchement plus élevée que celui ou celle du signal A.

Les différences entre les pouvoirs réactogènes des signaux sont donc reconnaissables dans les divers aspects de la réaction. A priori, il est donc possible de retenir l'un des critères, ci-dessus désignés, pour comparer entre elles les valeurs déclenchantes des divers signaux. En fait, ils ne sont pas également utilisables.

Le critère *nombre de réponses* pendant la stimulation a dû être rejeté pour un grand nombre de raisons dont les principales sont :

— Le nombre de réponses par unité de temps peut varier en fonction de la cadence du signal stimulant, sans que la valeur réactogène de ce dernier soit directement en cause. On sait, en effet, que des stimulations acoustiques périodiques modifient de nombreux rythmes psychophysiologiques (voir par exemple Kneutgen, 1964).

— Le fait de compter le nombre de réponses suppose que nous admettions *a priori* que les mécanismes en jeu dans le déclenchement du premier cri et des cris suivants sont identiques ; cette hypothèse ne peut être acceptée sans réserve puisque les cris d'appel normaux sont spontanément émis par séquences, ce qui peut laisser entendre que les mécanismes de déclenchement et d'entretien de la réponse vocale sont différents, sinon qualitativement, du moins quant au seuil.

— Si on compte le nombre de réponses pendant la stimulation, il faut que celle-ci soit durable. Or, si les réponses sont entretenues, l'excitabilité de l'animal est plus grande pendant les quelques secondes qui suivent la stimulation, et si un nouveau signal est testé, il déclenche plus facilement les réponses quel qu'il soit ; ce phénomène conduit aussi à respecter un temps de repos entre les tests successifs.

— Si les coassements de l'animal stimulé sont nombreux, ils peuvent déclencher les réponses des congénères qui à leur tour risquent d'influencer le premier animal. Le nombre de réponses ne peut donc en toute rigueur être rapporté à l'effet stimulant du signal expérimenté. Ce phénomène de stimulation mutuelle conduit aussi à éliminer le critère « *nombre d'animaux actifs* ».

La recherche d'un seuil de déclenchement est délicate, elle nécessite un niveau d'excitabilité stable, or celui-ci se modifie relativement vite chez la rainette, ce qui empêche l'utilisation du critère « *Intensité liminaire de déclenchement* ».

Il reste donc les deux critères : *instant de la période sensible où le signal commence à provoquer des réactions* et *durée du temps de réaction*.

Le moment où le signal commence à agir est tributaire de deux faits : la durée de la phase sensible et l'évolution de la sensibilité au cours de cette phase. Selon que le signal testé déclenche des réactions dans la première moitié de la phase sensible ou plus tard, il sera dit bon ou moyennement réactogène. Il est faiblement réactogène s'il ne déclenche de réponse qu'à l'approche du maximum de sensibilité, c'est-à-dire une quinzaine de minutes avant la phase active. L'heure du début de la phase sensible est déterminée par les premières phonoréponses au signal de l'espèce. L'heure du début de la phase active est déterminée par l'heure des premières séquences de plus de 10 coassements émises entre les tests.

Ce premier classement entre les pouvoirs réactogènes des signaux est inévitablement assez grossier. Pour une classification plus fine, les signaux à comparer sont testés par paires ou par petits groupes (blocs). On a admis que l'évolution de la sensibilité au cours de deux (ou quelques essais) successifs était négligeable.

Le critère retenu est alors le « temps de réaction », selon qu'il est inférieur ou supérieur à la minute, le test est positif ou négatif. Cette durée d'une minute est choisie car si la réponse ne se déclenche pas dans ce laps de temps elle n'apparaîtra pas, même si la stimulation est poursuivie. Une mesure plus fine des temps de réaction pour tester les différences entre signaux ne donne pas de meilleur résultat, car si les signaux sont de pouvoirs réactogènes très différents, il est aisé d'obtenir des réactions de l'un deux seulement et la différence est nette, alors que si les signaux sont de pouvoirs réactogènes voisins, dès que le signal le moins réactogène devient actif, les variations du temps de la réaction pour chaque signal au cours des test successifs masquent en partie les différences de temps de réaction entre les signaux différents.

La répétition de la stimulation déclenchante de comportement d'appel ne conduit pas à un phénomène d'accoutumance. On note que, resté silencieux pendant plusieurs tests consécutifs, l'animal se met soudain à répondre.

Pour déterminer si cette réponse est ou non la conséquence d'une modification de la sensibilité de l'animal au cours du temps, les signaux ne furent parfois testés que très tard, à une heure telle qu'il était vraisemblable que l'animal ait atteint un certain niveau d'excitation. Effectivement, dans ces conditions, le signal était d'emblée réactogène. L'observation de ce qui se passe à la fin de la période sensible met en valeur l'importance prépondérante du niveau d'excitation par rapport à un éventuel apprentissage. En effet, à ce moment, les signaux perdent progressivement

leur possibilité de déclenchement et ceci dans l'ordre où ils l'avaient atteinte au début de la période sensible.

Les réponses sont plus facilement déclenchées après un test négatif. On remarque tout d'abord que cet effet est d'autant plus net que les réponses ont été entretenues plus longtemps lors de la stimulation déclenchante précédente ; il est donc souhaitable d'interrompre la diffusion du signal dès la première réponse. Si l'on prend cette précaution, l'effet facilitant s'éteint presque avec la stimulation. En effet, dans ces conditions, un signal ayant donné un résultat négatif reste sans réponse même s'il est testé à nouveau après un signal ayant donné un résultat positif.

Ces stimulations n'affectent pas l'heure du début de la phase active. En effet, si on compare pour un jour donné l'heure de début de l'activité spontanée du groupe testé et celle de groupes du voisinage n'ayant pas subi de stimulations sonores expérimentales, on s'aperçoit que ces heures sont similaires.

Adaptation du protocole expérimental aux expériences effectuées pendant la phase d'activité spontanée. — Le protocole a dû être adapté lorsque les expériences ont eu lieu pendant la phase d'activité spontanée, car tel qu'il avait été mis au point, il impliquait une probabilité d'émission spontanée pratiquement nulle pendant la minute de la diffusion. Une telle probabilité est loin d'être négligeable lors de la phase active. Cependant, durant cette phase, il existe des moments de silence qui peuvent être exploités pour l'expérimentation. En effet, les coassements sont émis par séquences séparées de silences, de durée extrêmement variable. Pour un groupe de rainettes, cependant, et pour un jour et pour un moment donnés, cette durée est relativement prévisible. Il faut évaluer la pause minimum qui permet de penser qu'un silence assez long va probablement suivre, et d'autre part se fixer un délai de réponse assez bref pour réduire les risques de coassements spontanés. De l'analyse des durées séparant les coassements spontanés, il ressort que si le silence est égal à 3 s il a des chances de durer davantage. Si la durée du silence entre les séquences ne peut être effectivement fixée, les chances qu'un coassement spontané se produise exactement pendant la seconde qui suit la stimulation sont très faibles, c'est-à-dire que si après 3 s de silence où plus un coassement se produit pendant la première seconde de stimulation il est très probablement une réponse au signal. Il est à remarquer qu'il aurait pu se faire que la durée de $3 + 1$ s correspondit à une période réfractaire. C'est pourquoi, si nous avons conservé la seconde comme délai fixé pour noter la réponse comme négative, la stimulation n'a pas toujours été commencée après la troisième seconde de silence. On a également procédé ainsi pour éviter les risques de conditionnement à la durée. Notons que nous avons senti toute l'incertitude attachée à l'évaluation subjective du risque de spontanéité d'un coassement

et que ce type d'expériences a surtout été utilisé comme contrôle des résultats négatifs. En effet, les risques, bien que non évalués directement, peuvent être considérés comme identiques pour tous les signaux testés. On a donc quelques chances de montrer qu'un signal est réellement négatif, s'il reste inefficace, alors que les signaux positifs pendant les phases silencieuses et sensibles sont bien réactogènes dans ces conditions. Les résultats négatifs ont donc de grandes chances de correspondre réellement à une absence de valeur réactogène des signaux testés.

Analyse des résultats. — Les signaux ont été classés dans une échelle à quatre niveaux. Bon : signal réactogène dans la première moitié de la phase sensible. Moyen : signal réactogène à partir du milieu de la phase sensible. Faible : signal réactogène seulement au cours de la phase d'activité spontanée et à la fin de la phase sensible (un quart d'heure seulement avant la phase active).

A cause de l'instabilité de la sensibilité de l'animal aux stimulations acoustiques, il n'est pas possible d'attribuer un coefficient au pouvoir réactogène du signal. Par contre, les signaux étant, en définitive, testés par paires, on peut comparer entre elles les réponses que chacun d'eux a provoquées et classer les signaux en fonction de ces réponses. Les résultats sont présentés sous forme de tableaux.

Tableaux de résultats des tests par paires. — Les signaux comparés sont dénommés A et B. Leurs caractéristiques sont portées dans la partie gauche du tableau, on a séparé celles qui sont communes à tous les signaux de la série expérimentale de celles qui sont différentes et soumises à l'expérimentation. Dans la colonne des réponses sont portés les résultats aux paires d'essais. Il y a quatre colonnes, l'une pour les paires de réponses positives aux deux signaux A+ B+, une autre pour les paires de réponses négatives A— B—, une autre pour les paires de réponses positives pour le signal A et négatives pour le signal B (A+ B—) et enfin la dernière pour les réponses positives pour le signal B et négatives pour le signal A (A— B+). Dans la dernière colonne, la probabilité du résultat est indiquée après application de la formule de l'écart réduit pour paires appariées.

Si a et b sont respectivement le nombre de paires de signes opposés en faveur du signal A (A+ B—) et du signal B (A— B+) l'écart réduit est :

$$\varepsilon = \frac{a - b}{\sqrt{a + b}}$$

si le nombre de paires est supérieur à 10.

S'il est inférieur, on applique la formule corrigée de Yates :

$$\epsilon = \frac{a - b - 1}{\sqrt{a + b}}$$

La table de l'écart réduit donne la probabilité.

Tableaux de résultats des tests par blocs. — Lorsque pour des séries expérimentales de plus de deux signaux un ordre de réactivité n'est pas apparu entre les signaux, les résultats des tests par blocs sont donnés sous forme de tableau. Ils ne font état que des groupes de réponses comprenant des signes différents, c'est-à-dire que si tous les signaux de la série ont déclenché des réponses ou si aucun d'entre eux n'en a déclenché, ces groupes de réponses homogènes sont éliminés des résultats. Sur la base d'équiprobabilité théorique entre les réponses positives données aux divers signaux, un test de χ^2 permet de savoir si les réponses diffèrent significativement entre elles au seuil de probabilité fixé (1 %). (Pour les tests statistiques, voir Schwartz, 1963.)

Discussion de la méthode de comparaison des pouvoirs réactogènes des différents signaux. — Les différences de sensibilité de l'animal ne peuvent être quantifiées directement ; par conséquent, l'évaluation quantitative des différences entre le pouvoir réactogène des signaux est sans signification. Un exemple concret va permettre de faire saisir ce point. Si deux signaux sont testés avant la « phase sensible », aucun des deux ne sera réactogène, alors que s'ils sont testés à un moment très proche de la « phase active » ils pourront être également réactogènes. C'est-à-dire que la réactivité de ces deux signaux étant ou bien nulle ou bien égale à 100 %, la différence entre eux est nulle dans l'un et l'autre cas. Cependant, si ces deux signaux sont testés au cours de la « phase sensible », lorsque la sensibilité de l'animal est intermédiaire, l'un des signaux déclenchera à tout coup des réponses alors que l'autre n'en déclenchera aucune ; la différence de réactivité sera alors de 100 %.

Le pourcentage de succès d'un signal dépendra uniquement du moment où l'on teste ces signaux, tout comme la différence de succès entre deux signaux. On pourra classer les signaux et dire lequel est meilleur que l'autre et éventuellement avoir mis en évidence une différence significative, mais cette différence ne pourra être quantifiée. Tout au plus, connaissant ce phénomène d'augmentation progressive de la sensibilité, pourrions-nous évaluer si les signaux sont très bons, moyens ou mauvais déclencheurs, et encore la distinction entre ces différentes classes n'est pas toujours très aisée. On peut avoir une idée des différences entre pouvoirs réactogènes des signaux par la difficulté observée à mettre celles-ci en évidence dans des conditions telles que les

tests ne sont effectués que lorsque les réponses des membres de chaque paire ont peu de chances d'être identiques. Mais là encore, ce n'est qu'une approximation, car on ne sait rien de la forme de l'évolution de la sensibilité sinon qu'elle est variable, tel jour deux signaux que l'on sait de réactivité voisine donneront des réponses différentes pendant un quart d'heure voire davantage ; tel autre jour, il sera impossible de mettre en évidence la moindre différence alors que ces signaux auront été testés de la même façon.

Il est théoriquement possible de quantifier les différences entre pouvoirs réactogènes des signaux par la recherche du seuil d'intensité sonore de déclenchement à un instant donné. Or, nous avons vu que la recherche de ces seuils est longue et délicate et a dû être abandonnée à cause des variations relativement rapides de la réceptivité de l'animal. Cependant, cette méthode de quantification devra être employée dès qu'il sera possible de maintenir l'animal dans des conditions telles que sa réceptivité reste constante ou peut être définie.

II. RESULTATS

Les résultats expérimentaux obtenus pendant la « phase active » et pendant la « phase sensible » seront exposés successivement.

1°) — EXPÉRIMENTATION EN « PHASE ACTIVE ».

A) *Valeur réactogène de l'irrégularité de l'ensemble du signal.*

Au sein d'une même séquence expérimentale sont utilisés des signaux spécifiques naturellement irréguliers, ainsi que des signaux synthétiques rigoureusement identiques et réguliers (voir description des signaux ci-après). Tous ces signaux déclenchent des phonoréponses.

B) *Valeur réactogène de la fréquence acoustique.*

Les signaux testés sont composés de fréquences sinusoidales comprises entre 500 et 10 000 Hz (limites imposées par l'appareillage) ou de bruit blanc filtré en bandes larges ou étroites.

Les signaux dont la fréquence est supérieure à 5 000 Hz n'ont jamais déclenché de phonoréponses. Par contre, tous ceux contenant une fréquence inférieure à 5 000 Hz (et supérieure à 500) déclenchent des phonoréponses.

C) *Valeur réactogène de la modulation périodique de l'amplitude des fréquences ou du bruit blanc composant le signal.*

La fréquence de modulation périodique de l'amplitude est de 100 ou 50 Hz. Des signaux n'ayant pas subi de modulation

périodique de l'amplitude sont également expérimentés. Tous ces signaux déclenchent des phonoréponses.

D) *Valeur réactogène du temps d'établissement et d'extinction de l'amplitude maximale de chaque signal.*

Les signaux synthétiques sont symétriques. Le temps d'établissement ou d'extinction varie selon les séquences expérimentales. Il est inférieur à 1 ms, ou égal à 2,5 ou 25 ou 100 ou 250 ms. Tous ces signaux déclenchent des phonoréponses.

E) *Valeur réactogène des paramètres de durée.*

Durée des signaux. — La durée des signaux expérimentés est comprise entre 20 et 1 500 ms. Le signal continu a également été utilisé. Tous ces signaux déclenchent des phonoréponses.

Durée des silences entre signaux successifs. — Les silences entre signaux successifs sont compris entre 20 et 2 000 ms. Tous les signaux qui se répètent à ces intervalles déclenchent des phonoréponses.

F) *Valeur réactogène de l'intensité acoustique.*

L'intensité acoustique des signaux diffusés est comprise entre 100 et 40 dB à un mètre (niveau crête). Cette dernière valeur est égale au niveau moyen du bruit de fond.

Tous les signaux diffusés déclenchent des phonoréponses. Toutefois, les réponses varient avec l'intensité si elle est forte (au-dessus de 100 dB), la réponse obtenue est le signal de rivalité, alors que lorsque l'intensité est plus faible, la réponse est le signal d'appel.

Conclusion. — Donc, en définitive, des signaux extrêmement divers par leur durée, leur cadence de répétition, leur modulation d'amplitude peuvent déclencher des phonoréponses. La seule condition à respecter est d'assurer la présence d'énergie dans une gamme de fréquences comprises entre 5 000 et 500 Hz.

2°) EXPÉRIMENTATION EN « PHASE SENSIBLE ».

L'influence de chaque paramètre a généralement été testée sous différentes conditions quant à la valeur des autres paramètres, afin de noter une éventuelle interaction entre le paramètre étudié et les autres paramètres du signal. Par exemple, les essais de variation de la modulation périodique de l'amplitude ont porté sur des signaux de 1 000 Hz ou de 2 000 Hz ou de bruit blanc, et ce, pour diverses durées. Cette façon de procéder conduit à tester des signaux qui sont plus ou moins réactogènes, non seulement à cause des différentes valeurs données au paramètre soumis à l'étude, mais aussi à celles des autres paramètres. Donc, dans l'étude d'un paramètre, nous avons parfois des séries très différentes quant à leurs valeurs réactogènes. Nous exposerons dans

un premier temps les différences entre les valeurs réactogènes des signaux différant par la grandeur du paramètre analysé. Ensuite, nous classerons l'ensemble des signaux suivant leur réactivité respective.

A. — *Valeur réactogène de l'irrégularité de l'ensemble du signal.*

L'étude de l'irrégularité du signal s'impose à un double point de vue. L'un théorique, car elle est l'un des constituants des signaux et peut avoir un rôle dans le déclenchement des réponses. L'autre pratique, car les appareils à notre disposition permettent la construction de signaux réguliers, alors que la construction de signaux irréguliers est beaucoup plus difficile à réaliser. L'irrégularité de la grandeur des paramètres des signaux naturels se rencontre aussi bien dans le signal que dans la séquence. Les signaux étant naturellement répétés et l'apparition de la réponse se faisant généralement après la diffusion de plusieurs signaux, l'irrégularité des signaux devenait a priori perceptible pour l'animal récepteur et pouvait jouer un rôle dans le déclenchement de la réaction.

TABLEAU A

Etude de l'influence de l'irrégularité de la valeur des paramètres physiques sur le pouvoir réactogène d'un signal.

CARACTERISTIQUES DES SIGNAUX		REPONSES AUX ESSAIS APPARIES				Probabilité inférieure à :
Signal A	Signal B	AB ++	AB --	AB +-	AB -+	
Séquence naturelle irrégulière	Séquence régulière	6	20	9	6	NS
Séquence naturelle sens de défilement normal	Séquence naturelle sens de défilement inversé	8	15	3	2	NS
Coassement naturel irrégulier	Coassement reconstruit - irrégularités modifiées	6	18	6	5	NS
Coassement naturel irrégulier	Signal synthétique régulier	9	2	9	0	0,01

A - 1. — *Irrégularité au cours de la séquence.* — Pour évaluer l'importance du rôle de cette irrégularité, la réactivité d'une séquence naturelle, prélevée au hasard et prise comme témoin, est comparée à celle d'une séquence expérimentale construite de la façon suivante : l'un des coassements de la séquence témoin et le silence qui le suit sont montés en boucle et enregistrés pendant une minute. Résultats : ils sont exposés dans le tableau A.

La séquence expérimentale provoque, comme la séquence témoin, des phonoréponses dès le début de la période sensible. Aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les valeurs réactogènes de ces deux séquences.

A - 2. — *Irrégularité au cours du coassement.* — Le coassement naturel est schématiquement composé d'un train d'impulsions. Le nombre des impulsions est compris entre 30 et 50, et leur fréquence de récurrence est d'environ 100/s. Le maximum d'énergie sonore est situé dans deux bandes de fréquences centrées l'une autour de 1 000 Hz, l'autre autour de 2 000 Hz. En fait, ces chiffres correspondent à des valeurs moyennes : la cadence des impulsions s'accélère et la fréquence augmente au cours du coassement ; par ailleurs, les variations d'amplitude donnent à l'enveloppe du signal une forme en fuseau.

L'importance de la variabilité de la grandeur des paramètres a été étudiée sous trois aspects. Tout d'abord, les variations étant organisées dans le temps, nous avons, en inversant le sens de la diffusion des signaux, testé l'importance de cette disposition temporelle. Puis, tout en conservant l'irrégularité, nous avons, par découpage du signal, détruit son organisation, et enfin, nous avons testé l'efficacité d'un signal parfaitement régulier, construit à l'aide de générateurs électroacoustiques.

A - 2a. — *Inversion temporelle.* — La séquence expérimentale de l'expérience A - 1 est diffusée en commençant soit par le début, soit par la fin, de telle sorte que l'évolution des paramètres est ou bien normale, ou bien inversée dans le temps. Résultats : ils sont présentés dans le tableau A. Aucune différence entre les pouvoirs réactogènes de ces signaux n'a pu être mise en évidence. Ces signaux provoquent des réactions dès le début de la période sensible.

A - 2b. — *Destruction expérimentale de l'organisation temporelle de l'irrégularité.* — Les réponses à la séquence expérimentale de l'expérience A - 1 sont comparées à celles d'une séquence formée de la façon suivante : le coassement de la séquence de référence est sectionné en trois parties de durées égales. La partie centrale est ensuite répétée trois fois, de manière à former un signal de durée comparable à celui du signal naturel, mais dont l'évolution de la cadence des impulsions, de la fréquence et du niveau sonore est modifiée. Les silences séparant ces signaux sont égaux à ceux de la séquence de référence. Résultats : ils sont présentés dans le tableau A. Comme la séquence témoin, la séquence expérimentale provoque les phonoréponses dès le début de la période sensible et aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les pouvoirs réactogènes de ces séquences.

A - 2c. — *Valeur réactogène d'un signal synthétique régulier.*

La réactivité de la séquence formée d'un signal naturel est comparée à celle de la séquence formée d'un signal synthétique régulier. Un tel signal est formé de deux bandes de fréquences centrées autour de 1 000 et 2 000 Hz.

L'amplitude est modulée à 100 % par une fréquence sinusoïdale de 100 Hz. Cette modulation imite la forme multi-impulsionnelle du coassement naturel. Résultats : ils sont présentés dans le tableau A. Les deux séquences sont réactogènes dès le début de la période sensible. Cependant, la séquence naturelle l'est davantage que la séquence expérimentale. Notons toutefois que la différence observée ne peut être rapportée à la régularité du signal expérimental, car tous les paramètres n'ont pu être imités correctement ; en particulier, la forme des impulsions qui est triangulaire dans le signal naturel n'a pu être reconstruite, et l'imitation est de forme ovoïde.

Conclusions sur l'étude de l'irrégularité. — Que l'irrégularité naturelle des coassements soit respectée ou non, tous les signaux expérimentés sont très réactogènes. L'irrégularité des paramètres physiques au cours du coassement ou au cours de la séquence n'a donc pas de rôle majeur dans le déclenchement de la réponse. Donc, dans la suite de l'expérimentation, tous les signaux synthétiques sont réguliers et identiques entre eux dans la séquence expérimentale.

B. — Valeur réactogène de la fréquence acoustique.

L'influence de la fréquence acoustique a été expérimentée à l'aide de signaux contenant des fréquences sinusoïdales ou du bruit blanc, filtré en bandes larges ou étroites, et ceci dans des gammes de fréquences correspondant ou non à celles du signal naturel. Une attention particulière a été portée aux signaux altérés par un apport d'énergie entre 1200 et 1600 Hz, c'est-à-dire entre les deux bandes de fréquences qui dans le signal naturel contiennent le maximum d'énergie. Selon Capranica (1965), une altération de ce type inhibe la phonoréponse chez *Rana catesbeiana*.

B-1. — Valeur réactogène des fréquences contenues dans le signal naturel.

B-1a. — *Signaux naturels filtrés.* — Le signal naturel contient deux bandes de fréquences, l'une centrée autour de 2 000 Hz, l'autre autour de 1 000 Hz. Le signal est filtré de manière à ne laisser passer que les fréquences hautes ou que les fréquences basses. Le pouvoir réactogène de ces signaux est testé de deux manières, soit l'un par rapport à l'autre, soit par rapport au signal entier. Résultats : ils sont présentés dans le tableau BI. Les trois sortes de signaux sont réactogènes dès le début de la période sensible, cependant, ils ne le sont pas également. Le signal entier déclenche les phonoréponses plus tôt que les signaux ne contenant

qu'une partie du spectre de fréquences, et le signal formé de la partie supérieure du spectre sonore naturel est plus efficace que le signal formé de la partie inférieure.

TABLEAU B 1

Comparaison entre les pouvoirs réactogènes de signaux formés de fréquences différentes.

Paramètres identiques			Paramètres comparés		Réponses aux essais appariés				Probabilité inférieure à :
Durée en ms		Fréquence de modulation en Hz	Signal A Fréquences	Signal B Fréquences	AB	AB	AB	AB	
Signal	Silence				++	--	+-	-+	
450	900	Signal naturel (100/s)	Signal entier (1000 + 2000 Hz)	Signal haut (2000 Hz)	13	9	30	3	0,000 01
450	900		haut (2000 Hz)	bas (1000 Hz)	15	10	31	5	0,000 01
Signaux synthétiques									
600	500	100	2000	1000	3	0	15	0	0,001
"	"	50	"	"	2	1	18	0	0,0001
"	"	non modulé	"	"	7	10	24	0	0,000 001
continu	0	100	"	"	0	3	7	0	0,03
"	"	50	"	"	3	0	8	0	0,02
"	"	non modulé	"	"	2	1	8	0	0,02
100	100	100	"	"	5	4	9	0	0,01
600	500	100	2000	2500	9	5	21	0	0,000 01
"	"	"	2500	1200	9	10	13	0	0,001
"	"	"	1200	1000	13	18	15	1	0,001
100	100	100	2000	2500	6	3	16	0	0,000 1
"	"	"	2500	1200	5	3	8	1	0,01
"	"	"	1200	1000	4	8	6	0	0,05
500	500	100	bruit blanc	2000	10	6	0	10	0,01
continu	0	"	"	"	4	9	0	8	0,02
500	500	non modulé	bruit blanc	2000	5	4	10	0	0,01
continu	0	"	"	2000	7	3	19	0	0,0001

B - 1b. — *Signaux synthétiques contenant quelques unes des fréquences du signal naturel.* — Des signaux identiques quant aux paramètres de durées et de forme, mais différents quant à la fréquence porteuse sont construits à l'aide de générateurs électro-acoustiques. Les grandeurs choisies pour les paramètres de durées du signal et de modulation périodique de l'amplitude sont, selon les cas, comparables à celles des signaux de l'espèce ou différentes. Les durées sont ou de 600 ms (durée comprise dans la marge des

durées des coassements naturels) ou de 100 ms, ou encore continues. Le signal a subi une modulation périodique de l'amplitude de 100 ou de 50 Hz, ou aucune modulation. Résultats : les résultats des essais de comparaison des paires différentes par la composante de fréquence sont groupés dans le tableau B1 qui rappelle aussi les caractéristiques des signaux testés. Le signal formé de 2 000 Hz est, dans tous les cas, plus réactogène que le signal formé de 1 000 Hz.

B - 2. — *Valeur réactogène de fréquences non contenues dans le signal naturel.*

B - 2a. — *Fréquences sinusoïdales voisines de celles du signal naturel.* — Les fréquences testées sont : 1 200 Hz, fréquence comprise entre celles du signal de l'espèce et 2 500 Hz, fréquence légèrement supérieure à celles contenues dans le signal naturel.

Les paramètres constants sont : durée du signal = 600 ms ; durée du silence = 500 ms ; fréquence de modulation d'amplitude = 100 Hz. Une autre série est formée de signaux dont les paramètres constants sont : durée du signal = 100 ms ; durée du silence = 100 ms ; modulation d'amplitude = 100 Hz.

Le pouvoir réactogène des signaux identiques par les paramètres constants mais différents quant à la fréquence porteuse sont comparés entre eux et à ceux des signaux contenant les fréquences du signal de l'espèce, soit 1 000 ou 2 000 Hz.

Résultats : ils sont présentés dans le tableau B1. Quelles que soient les valeurs des paramètres constants, les signaux contenant la fréquence 2 000 Hz sont plus réactogènes que ceux contenant la fréquence 2 500 Hz ; puis viennent par ordre d'efficacité décroissante les signaux formés de 1 200 et de 1 000 Hz.

B - 2b. — *Fréquences sinusoïdales éloignées de celles du signal naturel.* — Rappelons que les fréquences inférieures à 5 000 Hz déclenchent des phonoréponses au cours de la « phase active ». Celles comprises entre 3 000 et 5 000 Hz sont peu réactogènes ; elles ne déclenchent des réponses que peu de temps avant la phase active.

B - 2c. — *Bruit blanc.* — Par un jeu de filtres, le spectre sonore d'un bruit blanc est modifié de manière à augmenter ou à diminuer le niveau sonore relatif dans deux bandes de fréquences privilégiées, l'une autour de 2 000 Hz, c'est-à-dire dans la partie supérieure du spectre sonore du signal de l'espèce, l'autre autour de 1 600 Hz, c'est-à-dire dans la bande de fréquences comprises entre celles du signal naturel. On obtient la batterie de signaux suivante (fig. 4) :

1 — bruit blanc à bande large ;

2 — bruit blanc dans lequel la bande de fréquence de 2 000 Hz est atténuée ;

TABLEAU B 2

Comparaison entre les pouvoirs réactogènes de signaux formés de différentes bandes de bruit blanc.

Paramètres identiques			Paramètres différents des 5 signaux formant la série expérimentale	Nombre de réponses + aux 17 blocs* de signes ≠ (sur 23)
Durée en ms		Fréquence de modulation		
Signal	Silence			
500	500	100	Spectre étroit 2000 Hz	13
"	"	"	Spectre large 500- 5000 Hz	9
"	"	"	Spectre étroit 1600 Hz	9
"	"	"	Spectre large avec réjection à la fréquence 2000 Hz	6
"	"	"	Spectre large avec réjection à la fréquence 1600 Hz	5

- 3 — bruit blanc à bande étroite centrée autour de 2 000 Hz ;
- 4 — bruit blanc dans lequel la fréquence de 1 600 Hz est atténuée;
- 5 — bruit blanc à bande étroite centrée autour de 1 600 Hz.

Tous les signaux sont identiques pour les autres paramètres : durée du signal = 500 ms ; durée du silence = 500 ms ; fréquence de modulation = 100 Hz. Ces signaux sont testés en bloc.

Résultats : ils sont groupés dans le tableau B2. Sur 23 blocs appariés, 17 sont de signes différents. Dans cette série d'expériences, le signal le plus réactogène est encore celui dans lequel l'énergie sonore est concentrée dans la bande de 2 000 Hz.

B-2d. — *Superposition de bandes de bruit blanc au signal naturel.* — Par la superposition de bandes de bruit blanc filtré au signal naturel, nous avons tenté d'inhiber le pouvoir réactogène du signal. La bande supposée inhibitrice se place entre les bandes de fréquences naturelles. Les signaux témoins sont le signal de l'espèce non modifié, les signaux recouverts de bandes de bruit blanc filtré qui se placent ou dans la partie supérieure, ou dans la partie inférieure, ou sur l'ensemble du spectre sonore du signal de l'espèce (fig. 4).

Résultats : tous ces signaux sont réactogènes dès le début de la « phase sensible ». C'est-à-dire que la superposition de bandes de bruit blanc, y compris dans la zone « inhibitrice » homologue décrite chez *Rana catesbeiana*, est sans effet majeur.

B-3. — *Comparaison entre les valeurs réactogènes des signaux formés de bruit blanc et de fréquences sinusoïdales 2 000 Hz.*

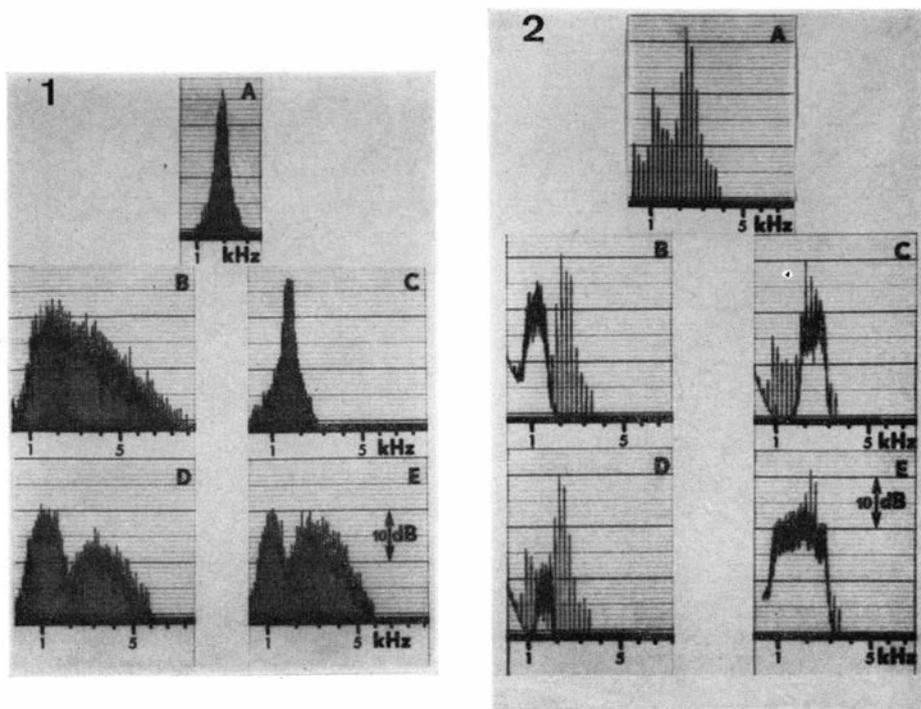


Fig. 4. — Spectres de signaux.

1) Spectres de signaux synthétiques formés de bruit blanc filtré.

A — spectre étroit (2 000 Hz) ; B — spectre large ; C — spectre étroit (1 600 Hz) ;
 D — spectre large avec réjection à la fréquence 2 000 Hz ; E — spectre étroit avec
 réjection à la fréquence 1 600 Hz.

En abscisse : la fréquence en kHz.

En ordonnée : l'amplitude sonore en dB.

Le Signal A est le plus réactogène, puis viennent B et C et enfin D et E.

2) Spectre du signal naturel A, recouvert de bandes de bruit blanc, dans les fréquences
 basses (B), hautes (C), médianes (D) ou sur l'ensemble (E).

En abscisse : la fréquence en kHz.

En ordonnée : l'amplitude sonore en dB.

Tous ces signaux sont réactogènes.

Les valeurs réactogènes de signaux formés de bruit blanc ou de fréquences sinusoïdales 2 000 Hz sont comparées dans quatre séries de signaux différant entre elles par la valeur des paramètres constants.

Dans la première série expérimentale, les signaux durent 500 ms, les silences entre signaux 500 ms, la modulation périodique de l'amplitude est de 100 Hz. La deuxième série diffère de la précédente par l'absence de modulation périodique de l'ampli-

tude. La troisième série est un signal continu, dont l'amplitude est modulée périodiquement par une fréquence de 100 Hz sinusoïdale. La quatrième série diffère de la précédente par l'absence de modulation périodique de l'amplitude.

Résultats : ils sont présentés dans le tableau B1. Les différences entre les valeurs réactogènes des signaux formés de bruit blanc ou de 2 000 Hz ne vont pas dans le même sens selon que l'amplitude est ou non modulée périodiquement.

Lorsque l'amplitude est modulée, les signaux formés de 2 000 Hz sont plus réactogènes que les signaux formés de bruit blanc. Ceci rappelle les résultats des expériences exposées auparavant, dans lesquelles les signaux les plus réactogènes sont ceux dont l'énergie sonore est relativement plus importante dans la bande de fréquence de 2 000 Hz.

Lorsque l'amplitude n'est pas modulée périodiquement, les signaux formés de bruit blanc sont plus réactogènes que les signaux de fréquence de 2 000 Hz.

Nous tenterons d'expliquer ces résultats apparemment contradictoires dans le paragraphe G sur la comparaison entre les valeurs réactogènes des différents paramètres.

B-4. — Récapitulation des résultats relatifs à la valeur réactogène de la fréquence.

Les signaux dont la fréquence est comprise entre 500 et 5 000 Hz déclenchent des phonoréponses d'appel.

Les fréquences sinusoïdales et le bruit blanc sont réactogènes.

Les signaux les plus réactogènes sont ceux dont le maximum d'énergie sonore est compris dans la région de 2 000 Hz. Toutefois, si l'amplitude du signal est modulée par une fréquence de 100 Hz, les signaux formés de la fréquence sinusoïdale 2 000 Hz sont effectivement plus réactogènes que ceux formés de bruit blanc alors que si l'amplitude n'est pas modulée l'ordre de réactivité s'inverse.

C — Valeur réactogène de la modulation périodique de l'amplitude des fréquences ou du bruit blanc composant le signal.

Le signal naturel est formé d'impulsions qui se répètent à la moyenne de 100 par seconde. Dans les signaux synthétiques, la forme multi-impulsionnelle du signal est imitée par une modulation de l'amplitude de la fréquence porteuse. Des signaux identiques quant aux paramètres de durées et de fréquences, mais différents quant à la modulation, sont testés. La fréquence de modulation est ou de 100, ou de 50 Hz. Les valeurs réactogènes de ces signaux sont comparées entre elles et à celles de signaux n'ayant pas subi de modulation périodique de l'amplitude (fig. 5). Ces comparaisons sont faites dans quatre séries de signaux différant entre elles par la valeur des paramètres constants. Dans

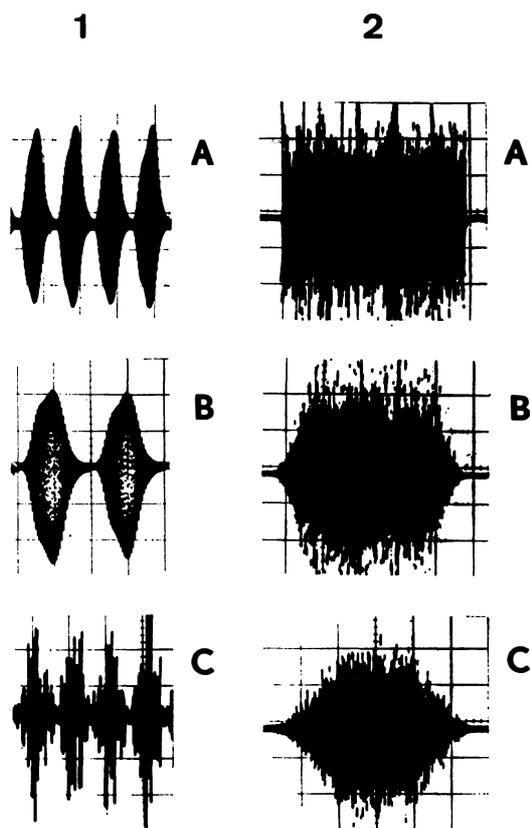


Fig. 5. — Tracés oscillographiques de signaux.

1) Signaux dont l'amplitude est modulée par une fréquence sinusoïdale.

En abscisse : le temps - 20 ms par carreau.

En ordonnée : l'amplitude sonore.

A — Signal de fréquence 2000 Hz modulé par une fréquence 100 Hz.

B — Signal de fréquence 2000 Hz modulé par une fréquence 50 Hz.

C — Signal composé de bruit blanc, modulé par une fréquence de 100 Hz.

2) Signaux composés de bruit blanc ; la forme de l'enveloppe est variable.

En abscisse : le temps - 100 ms par carreau.

En ordonnée : l'amplitude sonore.

A — Durée des transitoires : nulle (forme rectangulaire)

B — Durée des transitoires : 100 ms (forme intermédiaire)

C — Durée des transitoires : 250 ms (forme ellipsoïdale).

la première série, les signaux durent 600 ms, les silences entre les signaux 500 ms et la fréquence est de 2 000 Hz. La deuxième série diffère de la première par la fréquence qui est égale à 1 000 Hz. La troisième série comprend des signaux formés de

bruit blanc ; ils durent 400 ms et se répètent toutes les 1 200 ms. La quatrième série diffère de la troisième par les durées de signaux et d'intervalles qui sont respectivement de 700 et 2 100 ms. Les caractéristiques de ces signaux sont rappelées dans le tableau C.

TABLEAU C

Comparaison entre les pouvoirs réactogènes de signaux dont l'amplitude sonore est modulée différemment.

Paramètres identiques			Paramètres comparés Fréquence de modul.		Réponses aux essais appariés				
Durée en ms		Fréquence en Hz	Signal A	Signal B	AB	AB	AB	AB	Probabilité inférieure à :
Signal	Silence				++	--	+-	-+	
600	500	2000	100	50	6	2	10	0	0,01
"	"	1000	"	"	2	4	24	0	0,000 001
"	"	2000	50	non modulé	0	0	5	0	0,03
"	"	1000	"	"	8	4	22	0	0,000 01
"	"	2000	100	non modulé	2	0	9	0	0,01
400	1200	Bruit blanc	"	"	2	2	8	0	0,02
700	2100	"	"	"	0	2	10	0	0,01

Résultats : ils sont groupés dans le tableau C. Pour tous les signaux, quelles que soient les durées ou les fréquences les constituant, ceux dont l'amplitude de la fréquence porteuse est modulée sont plus réactogènes que les autres ; et la modulation de 100 Hz est plus efficace que celle de 50 Hz.

D — *Valeur réactogène du temps d'établissement et d'extinction de l'amplitude maximale de chaque signal.*

Le temps d'établissement et d'extinction de l'amplitude maximale de chaque signal détermine la forme de l'enveloppe. Celle-ci est dans les signaux naturels plus ou moins ellipsoïdale, c'est-à-dire que globalement le niveau sonore croît et décroît de manière progressive. L'expérience A-2b a déjà montré que la forme de l'enveloppe peut être largement modifiée sans affecter l'efficacité du signal. Toutefois, la valeur de la forme de l'enveloppe a de nouveau été testée à l'aide de signaux entièrement synthétiques. Les paramètres constants sont la durée du signal : 500 ms, la durée du silence : 500 ms, le contenu sonore : bruit blanc. Le paramètre,

dont la grandeur est modifiée, est la valeur des transitoires Δ_i/Δ_t du début et de la fin du signal, la forme des signaux construits étant symétrique. Cette durée est, selon les signaux testés, nulle, 2,5, 25, 100 ou 250 ms. La série évolue donc depuis la forme rectangulaire jusqu'à la forme ellipsoïdale (fig. 5). Les signaux sont testés en bloc.

Résultats : sur 23 blocs, 15 sont tous positifs, 4 sont tous négatifs et 14 contiennent des signes différents. Les réponses positives déclenchées par les divers signaux dans ces 14 blocs sont groupées dans le tableau D.

TABLEAU D

Comparaison entre les pouvoirs réactogènes de signaux dont la forme de l'enveloppe est variable.

Paramètres identiques			Paramètres différents des 5 signaux formant la série expérimentale	Nombre de réponses + aux 14 blocs* de signes \neq (sur 33)
Durée en ms		Fréquence	Durée de la pente d'attaque (ou de fin) du signal	
Signal	Silence			
500	500	Bruit blanc	nulle (forme rectangulaire)	8
"	"	"	2,5	5
"	"	"	25 (formes intermédiaires)	6
"	"	"	100	10
"	"	"	250 (forme ellipsoïdale)	8

Un χ_2 calculé sur ces résultats ne montre pas de différence significative, pas plus que la comparaison des réponses aux signaux apparemment les plus différents quant au nombre de réponses induites, c'est-à-dire ceux dont la durée du transitoire est 2,5 ms d'une part, et 100 ms d'autre part. Le nombre de réponses positives en faveur du signal de durée du transitoire 100 ms est 7 contre 2 en faveur du signal de pente 2,5 ($p = 0,10$).

La valeur temporelle du transitoire n'a donc pas d'importance majeure dans le déclenchement de la réaction.

E — Valeur réactogène des paramètres de durée.

Ces paramètres sont : les durées de signaux et des silences qui les séparent et leurs relations ; leur somme (durée de la période - cf. cadence de répétition) et leur rapport (densité de signal).

Il est nécessaire d'envisager ces divers aspects, car la réponse n'étant généralement pas émise dès la diffusion du premier signal,

celui-ci doit être répété, donc lorsque la réponse est déclenchée, on doit déterminer parmi les paramètres de durée celui ou ceux qui sont en cause. Ces divers paramètres ne peuvent être étudiés que conjointement, la modification de l'un d'entre eux entraînant au moins celle de deux autres. Au maximum, un seul est constant. Nous définirons nos expériences par celui-là.

A cause des interactions entre ces diverses expressions de la durée, on ne peut tirer de conclusions complètes d'une seule série d'expériences, tout au plus peut-on montrer que le paramètre étudié n'est pas seul en cause. C'est pourquoi les conclusions seront regroupées à la fin de l'exposé des résultats expérimentaux.

Rappelons que le signal de l'espèce dure de 250 à 650 ms, et les silences qui les séparent de 400 à 5 000 ms. Toutefois, seules les durées de silences comprises entre 1 500 et 3 000 ms sont souvent rencontrées.

E - 1. — *Signaux de durée constante.* — Pour chaque série expérimentale, les signaux testés sont en tous points identiques. Les séquences de chaque série diffèrent par la durée des silences qui sépare les signaux successifs et, par conséquent, par la période et le rapport signal/silence.

Une première expérience est effectuée à l'aide de signaux naturels et une autre série comportant des signaux synthétiques analyse de plus près l'importance des « intervalles de temps entre signaux ».

E - 1a. — *Signaux naturels.* — On a comparé l'efficacité d'une séquence de signaux qui se répètent toutes les 900 ms (durée représentée dans les séquences naturelles) à celle d'une séquence formée du même signal qui se répète après un silence deux fois moindre : 450 ms. Le signal est un coassement naturel qui dure 350 ms. Résultats : ils sont groupés dans le tableau E 1a. Les deux séquences sont réactogènes dès le début et jusqu'à la fin de la période sensible. Cependant, le signal qui se répète toutes les 450 ms est plus réactogène que celui qui se répète toutes les 900 ms. Les résultats sont homogènes dans le temps et les diverses conditions de températures.

E - 1b. — *Signaux synthétiques.* — Plusieurs séries de signaux sont testées. Elles sont différentes entre elles par la durée des signaux.

I. — Le signal dure 400 ms, soit une valeur représentée dans la marge des durées des coassements naturels. Il est formé de bruit blanc modulé à 100 % par une fréquence de 100 Hz. Les silences durent 100, 200, 300, 400 ou 600 ms.

Résultats : ils sont groupés dans le tableau E 1a. Les signaux sont d'autant plus réactogènes que la pause est longue (jusqu'à 600 ms).

TABLEAU E 1a

Comparaison entre les pouvoirs réactogènes de signaux de durée constante et différents pour les autres paramètres temporels.

Paramètres identiques			Paramètres comparés		Réponses aux essais appariés				
Signal (ms)	Fréquence	Fréquence de modulation	Silence (ms)		AB	AB	AB	AB	Probabilité inférieure à :
			Signal A	Signal B	++	--	+-	-+	
350	Signal de l'espèce		450	900	6	7	16	0	0,000 1
400	Bruit blanc	100 Hz	200	100	4	6	12	1	0,000 1
"	"	"	300	200	6	4	10	1	0,01
"	"	"	600	400	4	3	9	1	0,02
500	"	"	100	50	4	24	10	2	0,02
"	"	"	300	100	3	5	15	1	0,001
"	"	"	1000	2000	14	13	15	4	0,02
"	"	non modulé	300	100	10	8	30	3	0,000 01
"	"	"	500	300	10	4	12	1	0,001
"	"	"	500	1000	6	5	13	2	0,01
"	"	"	1000	2000	3	6	11	2	0,02
600	2000 Hz	100 Hz	600	100	2	3	15	0	0,001
"	"	"	100	50	6	3	16	0	0,000 1
"	"	"	50	20	3	8	12	0	0,001
100	2000 Hz	100 Hz	20	40	9	6	17	0	0,000 1
"	"	"	40	100	5	1	9	0	0,01
"	"	"	100	200	3	7	15	2	0,000 1

II. — Le signal dure 500 ms, soit une valeur représentée dans la marge des durées des coassements naturels. Il est formé de bruit blanc modulé à 100 % par une fréquence de 100 Hz. Les silences durent selon les séquences 50, 100, 200, 300, 500, 1 000 ou 2 000 ms. Leur valeur est donc égale ou inférieure à celle des écarts naturels. Résultats : sur 34 blocs, 11 sont de même signe - tous négatifs - et 23 de signes différents. Les réponses positives déclenchées par les divers signaux dans ces 23 blocs sont groupées dans le tableau E 1b.

Un χ_2 calculé sur les résultats des 23 blocs montre que les réponses diffèrent significativement dans leur ensemble (p inférieur à 0,001). Ces signaux sont ensuite testés par paires, les résultats, mettant en évidence une différence significative, sont groupés dans le tableau E 1a. L'optimum de « valeur de pause » est compris entre 300 et 1 000 ms, en deçà et au-delà, les signaux sont moins réactogènes.

TABLEAU E 1b

Comparaison entre les pouvoirs réactogènes de signaux de durée constante et différents pour les autres paramètres temporels.

Paramètres identiques			Paramètres différents des 7 signaux formant la série expérimentale	Nombre de ré- ponses + aux 23 blocs* de signes ≠ (sur 34)
Durée du Signal en ms	Fréquence	Fréquence de modulation	Durée des silences en ms	
500	Bruit blanc	100 Hz	50	3
"	"	"	100	7
"	"	"	200	10
"	"	"	300	14
"	"	"	500	11
"	"	"	1000	12
"	"	"	2000	5

III. — Le signal dure 500 ms, il est formé de bruit blanc, mais à l'inverse de l'expérience précédente l'amplitude n'est pas modulée périodiquement.

Résultats : ils sont présentés dans le tableau E 1a. L'optimum de « valeur de pause » est du même ordre que dans l'expérience précédente : 600 ms.

IV. — Le signal dure 600 ms. Il est formé de 2 000 Hz, modulé en amplitude par une fréquence de 100 Hz. Les silences entre signaux successifs durent 20, 50, 100 ou 600 ms.

Résultats : ils sont groupés dans le tableau E 1a. Les valeurs réactogènes des signaux sont d'autant plus grandes que « les silences » sont plus longs (durée maximum testée : 600 ms).

V. — Les signaux sont brefs, ils durent 100 ms. La fréquence de 2 000 Hz est modulée en amplitude par une fréquence de 100 Hz. Les signaux se répètent toutes les 20, 40 ou 100 ms.

Résultats : ils sont groupés dans le tableau E 1a. Les signaux sont d'autant plus réactogènes qu'ils se répètent à intervalles rapprochés.

E - 1c. — *Récapitulation des résultats.* — Pour les signaux de durées comparables à celles des coassements naturels (350 à 600 ms), les durées de silences optimales sont comprises entre 450 et 1000 ms, alors que pour des signaux nettement plus courts (100 ms), plus la pause est brève, plus le signal est efficace.

Des signaux de durées identiques ont des valeurs réactogènes

différentes selon la longueur des silences qui les séparent. C'est-à-dire que la durée du signal n'intervient pas seulement — si elle intervient — dans la valeur réactogène du signal. Il faut donc tenir compte des autres aspects des paramètres temporels.

D'après ces premiers résultats, il ne semble pas que la valeur réactogène du signal dépende, du moins de façon simple, de la durée de la période. En effet, selon les combinaisons de signaux, une même période, par exemple 800 ms, est plus ou moins réactogène qu'une période plus longue. C'est ainsi que le signal de 350 ms déclenche plus de réponses s'il se répète toutes les 450 ms (période 800 ms) que toutes les 900 ms (période 1 250 ms), alors que le signal de 500 ms qui se répète toutes les 300 ms (période 800 ms) est moins réactogène que s'il se répète moins souvent (période 1 500 ms).

De même, dans un autre ordre de grandeur, le signal avec une période brève de 120 ms (100 + 20) est plus réactogène qu'un signal de période plus longue 200 ms (100 + 100).

Il ne semble pas non plus qu'il y ait de relation simple entre la valeur réactogène du signal et le rapport signal/silence, bien que l'on remarque que, dans l'ensemble, les signaux les plus réactogènes sont ceux dont ce rapport avoisine la valeur 1. Il y a deux exceptions, l'une concerne le signal de durée 100 ms qui est davantage réactogène lorsque ce rapport est plus grand et le signal 400 ms qui est davantage réactogène lorsque ce rapport est plus petit.

Ces quelques remarques soulignent la difficulté d'interpréter les résultats fournis par un seul type d'expériences concernant les paramètres de durée.

E - 2. — *Signaux de période constante.*

E - 2a. — *Durée de période comparable à celle des écarts naturels entre coassements d'un individu.*

TABLEAU E 2a

Comparaison entre les pouvoirs réactogènes de signaux de période constante, et différents pour les autres paramètres temporels.

Paramètres identiques			Paramètres différents des 4 signaux formant la série expérimentale	Nombre de réponses + aux 19 blocs de signes / (sur 30)
Durée en ms de la période	Fréquence	Fréquence de modulation	Durée du signal en ms	
1500	Bruit blanc	100 Hz	100	1
"	"	"	300	16
"	"	"	500	12
"	"	"	1000	11

I. — La durée de la période est choisie parmi celles qui sont les plus fréquentes dans les séquences naturelles, soit 1 500 ms. La durée des signaux sonores est choisie dans la marge de celle des coassements naturels, soit : 300 et 500 ms, et à l'extérieur de cette marge, soit : 100 et 1 000 ms, la durée des silences est évidemment complémentaire de celle du signal sonore par rapport à 1 500 ms. Elle est comprise dans la marge des écarts naturels pour les signaux de durée inférieure à 500 ms. Le rapport entre durée du signal et durée du silence est compris dans la marge des écarts naturels pour les signaux de 300 et 500 ms.

Résultats : sur 30 blocs, 3 sont tous positifs, 8 sont tous négatifs et 19 sont de signes différents. Les réponses positives déclenchées par les divers signaux dans ces 19 blocs sont groupées dans le tableau E 2a. Un χ^2 , calculé sur les résultats des 19 blocs, montre qu'ils diffèrent significativement dans leur ensemble (p inférieur à 0,001). Donc, pour une même période, les signaux ne sont pas également réactogènes, au moins l'un des autres paramètres temporels joue donc un rôle. L'analyse plus précise des différences entre les réponses provoquées par les divers signaux montre que le signal bref (100 ms) est significativement différent de tous les autres pris séparément (p toujours inférieur à 0,001).

Aucune différence significative ne s'est manifestée entre les signaux de durée comprise entre 300 et 1 000 ms, malgré une légère prédominance de la réactivité du signal 300 ms (tableau E 2b).

La moindre valeur réactogène de ce signal de 100 ms peut être due à sa brièveté ou à la moindre densité de signaux dans le temps. La grande durée de la pause (1 400 ms) n'importe pas en elle-même car cette valeur est souvent représentée dans les séquences naturelles.

Afin de préciser l'importance de la durée du signal par rapport à la densité, une autre série d'expérience est effectuée.

E - 2b. — *Durée de période plus brève que celle des écarts naturels entre coassements d'un individu.*

I. — Dans cette série, la période est de 400 ms, valeur inférieure à celle des écarts entre les coassements spontanés. La durée du signal est de 100 ou 300 ms. Dans un cas elle est égale à celle du signal le moins réactogène de l'expérience précédente, et dans l'autre elle est comprise dans la marge des durées des coassements naturels.

Résultats : ils sont groupés dans le tableau E 2b. Il existe une différence significative entre ces deux signaux. Le signal le plus bref est le moins réactogène, ce qui laisse penser que la durée du signal est un paramètre important.

II. — Deux autres séries de signaux, formés de bruit blanc et modulés en amplitude (100 Hz), sont testées. Dans une série, la

TABLEAU E 2b

Comparaison entre les pouvoirs réactogènes de signaux de période constante, et différents pour les autres paramètres temporels.

Paramètres identiques			Paramètres comparés		Réponses aux essais appariés				
Durée de la période en ms	Fréquence	Fréquence de modulation	Durée du signal en ms						Probabilité inférieure à :
			Signal A	Signal B	AB ++	AB --	AB +-	AB -+	
1500	Bruit blanc	100 Hz	100	300	2	6	1	13	0,01
"	"	"	300	500	9	8	5	2	NS
"	"	"	500	1000	7	11	5	4	NS
400	"	"	100	300	3	11	0	10	0,01
700	"	"	600	100	3	9	9	0	0,01
800	"	"	300	500	16	23	5	3	NS

durée de la période est de 700 ms, les signaux durent 600 ou 100 ms. Dans l'autre série, la période dure 800 ms, les signaux durent 500 ou 300 ms.

Résultats : ils sont groupés dans le tableau E 2b. Une différence significative existe entre les pouvoirs réactogènes des signaux de la première série (signaux de 100 et 600 ms) et non dans la deuxième (signaux de 500 et 300 ms). Cette différence peut être due à la trop grande brièveté du signal de l'un des signaux de la paire alors que, dans la deuxième série, les deux signaux comparés, bien que différents, sont de durées comprises dans la marge des durées des coassements naturels, ils sont également efficaces.

E - 3. — *Silences constants entre les signaux successifs.*

Cette série d'expériences va permettre d'évaluer l'importance de la durée du signal en elle-même et par rapport au silence qui le suit. Trois séries de signaux sont testées. Elles diffèrent entre elles par les durées de silences qui sont 100, 500 ou 1 000 ms. Dans chaque série, les signaux sont formés de bruit blanc dont l'amplitude est modulée par la fréquence 100 Hz. Ils durent 100, 200, 300, 500 ou 1 000 ms.

Résultats : ils sont groupés dans le tableau E 3. Il n'y a pas de différence significative entre les signaux dont la durée est comprise entre 200 et 1 000 ms, quelle que soit la durée du silence qui les suit. Par contre, le signal bref (100 ms) est toujours moins réactogène que les signaux plus longs.

Récapitulation des résultats sur les durées des signaux et des

TABLEAU E 3

Comparaison entre les pouvoirs réactogènes de signaux séparés de silences de durée constante et différents pour les autres paramètres temporels.

Paramètres identiques			Paramètres comparés		Réponses aux essais appariés				
Durée des silences en ms	Fréquence	Fréquence de modulation	Durée du signal en ms		AB ++	AB --	AB +-	AB -+	Probabilité inférieure à :
			Signal A	Signal B					
100	Bruit blanc	100 Hz	200	100	1	13	8	0	0,02
"	"	"	300	200	7	21	8	5	NS
"	"	"	500	300	4	7	2	6	NS
"	"	"	1000	500	3	10	6	1	NS
500	"	"	200	100	9	11	10	0	0,01
"	"	"	300	200	19	16	5	1	NS
"	"	"	500	300	10	20	2	2	NS
"	"	"	1000	500	8	11	2	2	NS
1000	"	"	200	100	3	5	11	1	0,01
"	"	"	300	200	4	10	4	1	NS
"	"	"	500	300	8	6	4	2	NS
"	"	"	1000	500	6	7	3	3	NS

silences intercalaires. — Les modifications de la durée n'ont pas la même importance selon qu'il s'agit du signal ou du silence. Dans l'expérience ci-dessus, la durée du signal peut être augmentée d'au moins 600 ms ou encore avoir une valeur triple (300 à 1 000) sans que cette modification retentisse sur la valeur réactogène. Par contre (cf. expériences E - 1), une même modification de la durée, lorsqu'elle porte sur la valeur du silence, entraîne des différences dans la valeur réactogène des signaux.

E - 4. — *Rapport entre durée du signal et durée du silence constant.*

Dans cette série, les signaux sont comparables par le rapport entre la durée du signal et la durée des silences qui les séparent, c'est-à-dire que la densité de signaux sonores dans le temps est identique.

Le rapport choisi est le plus réactogène dans les séquences de signaux naturels, c'est-à-dire 1. Les signaux sont composés de bruit blanc. L'amplitude est modulée par la fréquence 100 Hz. Les signaux sont différents par leur durée qui est 100, 300 ou 600 ms. La durée des silences qui les sépare est égale à la durée du signal.

Résultats : ils sont présentés dans le tableaux E 4. Il y a une

TABLEAU E 4

Comparaison entre les pouvoirs réactogènes de signaux dont le rapport entre la durée du signal et des silences est constant et les autres paramètres temporels différents.

Paramètres identiques			Paramètres comparés		Réponses aux essais appariés				
Rapport	Fréquence	Fréquence de modulation	Durée (ms)		AB ++	AB --	AB +-	AB -+	Probabilité inférieure à :
			signal = Signal A	silence Signal B					
1	Bruit blanc	100 Hz	100	300	8	14	0	8	0,02
"	"	"	300	600	6	10	1	10	0,01
"	"	"	100	600	2	4	0	15	0,001

différence significative entre les signaux testés pris deux à deux, c'est-à-dire que, même lorsque la densité de signaux est identique, les autres paramètres du signal interviennent et assurent une plus ou moins grande réactivité aux signaux testés. Le signal le plus réactogène est celui qui dure 600 ms et se répète toutes les 600 ms, puis viennent dans l'ordre le signal de 300 et celui de 100 ms.

Ainsi, dans ce groupe d'essais, le signal le plus long, qui est aussi celui dont les durées de silence et de période sont les plus longues, est le plus réactogène. Ce n'est donc pas la densité de signaux dans le temps qui importe dans la valeur réactogène d'une séquence.

E-5. — *Signal continu.*

Sachant qu'un signal relativement long — trois fois la durée moyenne du signal naturel — est encore très réactogène, on peut se demander si un signal très long et, à la limite, un signal continu peut encore déclencher des phonoréponses.

Un tel signal n'est ni périodique, ni interrompu, mais il est régulier. Le pouvoir réactogène de signaux formés d'un son continu est comparé à celui de signaux périodiques dans deux séries d'expériences. L'une comprend des signaux formés de bruit blanc (modulation 100 Hz), l'autre des signaux formés de 2 000 Hz (modulation 100 Hz). Les signaux de la première série durent 100, 300 ou 500 ms. Ils se répètent toutes les 100 ms, et pour le signal de 500 ms, toutes les 50 ms. Dans la deuxième série, les signaux durent 100, 200 ou 600 ms. Ils se répètent toutes les 20 ou 100 ms.

Résultats : ils sont groupés dans le tableau E 5. Dans les séries testées, le signal continu est dans tous les cas plus réactogène que

le signal de durée 100 ms. Par contre, il l'est moins que les signaux de durée nettement plus longue : 600 ms, qui se succèdent à des intervalles aussi brefs que 20 ms. Pour cette même durée de silence, le signal de 200 ms est moins réactogène que le signal continu, mais il l'est davantage lorsque la durée du silence est de 100 ms.

TABLEAU E 5

Comparaison entre les pouvoirs réactogènes d'un signal continu et de signaux découpés.

Paramètres identiques		Paramètres comparés Durée en ms			Réponses aux essais appariés				
Fréquence	Fréquence de modulation	Signal-silence		Signal-silence B	AB	AB	AB	AB	Probabilité inférieure à :
		A	B		++	--	+-	-+	
Bruit blanc	100 Hz	Continu		500 50	1	23	4	7	NS
"	"	"	"	500 100	3	21	1	13	0,01
"	"	"	"	300 100	1	3	0	9	0,01
"	"	"	"	100 100	2	15	8	0	0,02
2000 Hz	100 Hz	"	"	600 100	1	2	0	10	0,01
"	"	"	"	600 20	1	2	0	8	0,02
"	"	"	"	200 100	3	8	0	9	0,01
"	"	"	"	200 20	7	5	8	0	0,02
"	"	"	"	100 100	4	5	28	0	0,000 001
"	"	"	"	100 20	6	7	8	0	0,02

Donc, le découpage ou la périodicité du signal ne sont pas réactogènes par eux-mêmes, puisqu'un signal continu provoque davantage de réactions que certains signaux découpés et périodiques.

On pourrait penser que les signaux « 100 + 100 » (dans l'ordre : durée du signal + durée du silence) ou « 200 + 20 » ms sont moins réactogènes que le signal continu, parce qu'ils ont des périodes trop brèves. Or, cette explication ne peut être retenue. En effet, le signal « 100 + 200 » est moins réactogène que le signal « 100 + 100 » (tableau E 1a), c'est-à-dire que dans cet exemple, un signal de période 300 ms peut être moins réactogène que le signal continu, alors que dans une autre combinaison de signaux (200 + 100) cette période est plus réactogène que le signal continu.

E - 6. — *Signaux découpés de manière aléatoire.*

Jusqu'à présent, et même dans la série d'expériences sur l'im-

portance de la variabilité naturelle des signaux (expérience A), tous les essais ont fait intervenir des signaux tout à fait ou relativement réguliers. C'est-à-dire que si nous sommes assurés de la possibilité de déclencher des réponses avec de tels signaux, nous ignorons encore les possibilités de déclenchement de signaux irréguliers. Nous avons donc testé l'influence de l'irrégularité dans les facteurs temporels.

Une séquence formée de signaux (bruit blanc, modulation 100 Hz) de durées différentes et qui se suivent à des intervalles de temps variables a été construite en tirant au hasard, dans l'ensemble des signaux et des pauses testés, l'ordre de succession. On a toutefois veillé à ce que la même association de durée de signal et de pause ne se répète pas deux fois de suite. En définitive, la séquence est formée des durées de signaux (premier chiffre) et de silences (deuxième chiffre) suivants, en ms : 200/300 + 700/50 + 900/500 + 100/700 + 500/100 + 900/200 + 500/300 + 300/50 + 900/1 000 + 200/50 + 500/2 000 + 300/700 + 100/50 + 700/1 500 + 300/1 700 + 700/100 + 100/1 700 + 100/1 000 + 1 000/100 + 200/1 000 + 700/1 000 + 200/300 + 200/500 + 500/100 + etc...

Une autre séquence a été également testée. Elle est construite à partir de signaux du même type mais dont les durées, bien que variables, sont voisines de celles des signaux naturels. Les durées de signaux et de silences sont dans l'ordre suivant, en ms : 1 000/300 + 500/1 000 + 300/1 000 + 500/500 + 1 000/500 + 1 000/100 + 300/300 + 300/100 + 500/300 + 500/100 + 300/500 + 1 000/1 000 + 300/500 + 1 000/100 + 500/1 000 + 1 000/500 + 500/100 + 300/1 000 + 500/500 + 1 000/1 000 + 300/300 + 500/300 + 300/100 + etc...

Résultats : ces deux séquences sont réactogènes dès le début de la phase sensible. Les essais de comparaison entre leurs valeurs réactogènes n'ont montré aucune différence significative (15 paires positives, 18 paires négatives, 4 paires en faveur de la première séquence, 5 paires en faveur de la deuxième).

Des séquences extrêmement irrégulières et aperiodiques peuvent donc aisément déclencher des phonoréponses. Ainsi, ce n'est pas la régularité (ou relative régularité) des signaux expérimentés qui est responsable du déclenchement de la réponse.

E-7. — *Récapitulation des expériences sur la valeur réactogène des paramètres de durée.*

La valeur réactogène des durées de signaux et de silences intercalaires et celle de leurs relations ont été envisagées. De chacune des expériences, il n'a pas été possible de tirer de conclusions simples à cause des rapports inévitables qui existent entre ces diverses grandeurs.

Il ressort de l'ensemble des expériences (tableau E) que les signaux les plus réactogènes sont ceux dont la durée est comparable à celle du signal de l'espèce : entre 300 et 1 000 ms. L'allongement du signal atténue la valeur réactogène, mais dans des proportions moindres que le raccourcissement (ex. : un signal de 100 ms est moins réactogène que le signal continu). Pour les signaux de durées comparables à celles des signaux de l'espèce, les silences entre signaux successifs les plus favorables au déclenchement de la réponse sont compris entre 300 et 1000 ms. Il est à remarquer que ces valeurs sont plus brèves que les valeurs moyennes des silences entre coassements naturels spontanés.

La double exigence « durée du signal » et « durée du silence » retentit sur les durées de période les plus favorables (en prenant les combinaisons extrêmes des durées de signaux et de silences, les durées favorables de période sont donc comprises dans la marge de 600-2 000 ms). Cependant, ce ne sont pas les valeurs de la période qui sont les éléments primaires responsables du déclenchement, car d'autres combinaisons de signaux, donnant les mêmes valeurs de période mais ne respectant pas les règles de durées optimales de signal et de silence, sont moins réactogènes que lorsque ces règles sont respectées.

De même, cette double exigence retentit sur la valeur du rapport signal/silence dont la marge favorable est, en calculant à partir des valeurs extrêmes pour les durées de signal et de silence, entre $1/3$ et 3. Mais, comme dans le cas de la période, ce n'est pas le rapport entre ces deux grandeurs qui est le facteur déterminant ; en effet, ce même rapport, réalisé avec d'autres combinaisons de signaux ne respectant pas les règles de durées de signal et de silences optimales, est moins réactogène que lorsque ces règles sont respectées.

F — Valeur réactogène du niveau sonore.

Les phonoréponses sont déclenchées d'autant plus tôt dans l'après-midi et d'autant plus tard dans la nuit que l'intensité du signal est plus élevée, et ceci, pour chacun des divers types de signaux. Pour une intensité acoustique donnée, un signal A, par exemple, peut être plus réactogène qu'un signal B. Cependant, si le niveau sonore de B est plus élevé que celui de A, le signal B peut devenir plus réactogène que A. Quelques exemples sont montrés dans le tableau F. Ainsi, par le jeu de l'intensité acoustique, on peut suppléer à l'un des autres paramètres du signal.

Notons également qu'un signal, même appartenant à la catégorie des signaux faiblement réactogènes, s'il est diffusé à forte intensité, au moment où l'excitabilité de l'animal récepteur est grande ne provoque plus le comportement d'appel mais celui de rivalité.

TABLEAU F

Inversion de l'ordre d'efficacité de deux signaux par la diminution relative de l'intensité sonore du signal le plus réactogène.

Paramètres identiques			Paramètres comparés			Réponses aux essais appariés				
Durée en ms		Fréquence de modulation en Hz	Fréquence en Hz		Intensité sonore	AB	AB	AB	AB	Probabilité inférieure à :
Signal	Silence		A	B		++	--	+-	-+	
600	500	100	2000	1000	A = B	3	0	15	0	0,001
"	"	"	"	"	A - 10dB	5	4	1	8	0,01
		Fréquence en Hz	Fréquence de modulation							
600	500	2000	100	non modulé	A = B	2	0	9	0	0,01
"	"	"	"	"	A - 10 dB	0	5	2	10	0,02

G — *Comparaison entre les valeurs réactogènes de différents paramètres.*

Soit, par exemple, deux paramètres X et Y. Dans les séries expérimentales les concernant, on a trouvé que la modification dx du paramètre X a induit une différence entre les valeurs réactogènes des signaux X_1 et X_2 avec $X_2 = X_1 - dx$. De même, pour la modification dy du paramètre Y. On peut comparer les valeurs réactogènes de dx et dy (par rapport à X_1 et Y_1 respectivement) en comparant entre elles les valeurs réactogènes de signaux dont les paramètres différents sont $X_1 - dy$ et $Y_1 - dx$. G - 1. — *Comparaison entre les valeurs réactogènes du signal de 1 000 Hz modulé en amplitude (100 Hz) et du signal de 2 000 Hz non modulé.* — Ces signaux sont identiques quant aux paramètres de durée : signal, 600 ms silences entre signaux, 500 ms.

Résultats : ils sont groupés dans le tableau G. Le signal de 2 000 Hz non modulé est significativement plus réactogène que le signal de 1 000 Hz modulé par du 100 Hz. L'amélioration apportée au signal par la fréquence de 2 000 Hz est donc plus importante que celle apportée par la modulation de 100 Hz, par rapport aux valeurs de référence qui sont respectivement 100 Hz et pas de modulation.

G - 2. — *Comparaison entre les valeurs réactogènes des signaux composés de bruit blanc et de 2 000 Hz.* — Lorsque l'amplitude des signaux n'est pas modulée périodiquement (expérience B - 3), les signaux formés de 2 000 Hz sont moins réactogènes que ceux formés de bruit blanc ; cet ordre de réactivité entre ces

TABLEAU G

Comparaison entre les valeurs réactogènes de différents paramètres

Paramètres identiques	Paramètres comparés		Réponses aux essais appariés				Probabilité inférieure à :
	Signal A	Signal B	AB ++	AB --	AB +-	AB -+	
Signal : 600 ms Silence : 500 ms	2000 Hz *1 non modulé *2	1000 Hz *1 modulé 100 Hz *2	5	4	10	1	0,01
Signal : 450 ms	Signal naturel *3 Silence 1300 ms *4	Signal synthétique *3 Silence 750 ms *4	8	10	4	15	0,02

*1 - 2000 Hz > 1000 Hz - expérience B.
 *2 - 100 Hz > non modulé - expérience C.
 *3 - Signal naturel > Signal synthétique - expérience A.
 *4 - 1300 ms > 750 ms - expérience E.

deux paramètres s'inverse si les signaux ont subi une modulation périodique de l'amplitude de 100 Hz (tableau B 1).

Ces résultats, apparemment contradictoires, pourraient s'expliquer par le fait que, dans le bruit blanc, le niveau sonore de chaque fréquence, et celui du 2 000 Hz en particulier, varie de façon aléatoire, ce qui crée une modulation de l'amplitude. Le bruit blanc serait donc, pour la rainette, assimilable à un signal ayant déjà subi une modulation d'amplitude, ce qui n'est pas le cas pour un signal de fréquence pure et de niveau constant (2 000 Hz). Cependant, cette modulation n'est pas la plus favorable, elle suffit pour augmenter la valeur réactogène du bruit blanc, c'est-à-dire d'un signal relativement moins riche en énergie dans la fréquence la plus favorable (2 000 Hz), que le signal 2 000 Hz ; mais, lorsque ce dernier a subi une modulation d'amplitude adéquate (100 Hz), sa valeur réactogène dépasse celle du signal de bruit blanc même modulé (100 Hz).

On a dans le cas du bruit blanc une « faible modulation » qui améliore la valeur réactogène du signal, par ailleurs insuffisant en énergie dans les bandes de fréquences favorables.

G-3. — *Comparaison entre les valeurs réactogènes du signal naturel qui se répète à intervalles naturels (1300 ms) et du signal synthétique (A - 2^e) qui se répète à intervalles moitié moindres.* — Un signal synthétique, construit de manière à imiter le mieux possible le coassement naturel, mais qui reste cependant imparfait, en particulier en ce qui concerne la reproduction de la modulation

d'amplitude, est moins réactogène qu'un signal naturel de même longueur (expérience A -2c). Nous allons comparer les valeurs réactogènes de ces deux signaux, mais le signal synthétique sera émis à intervalles deux fois plus brefs que le signal naturel, c'est-à-dire que la valeur du paramètre intervalle entre signaux est a priori meilleur que celle du signal naturel.

Résultats : ils sont groupés dans le tableau G. Le signal synthétique qui se répète à intervalles de 650 ms est plus réactogène que le signal naturel qui se répète à intervalles de 1300 ms. Donc, l'amélioration apportée au signal synthétique par l'accélération de sa cadence de répétition est plus que suffisante pour acquérir une valeur réactogène supérieure à celle du signal naturel diffusé à la cadence naturelle.

G - 4. — *Conclusions.* — Chaque paramètre concourt à assurer au signal acoustique son efficacité, les valeurs réactogènes de chacun d'eux s'ajoutent et donnent au signal pris dans son ensemble son efficacité (loi de sommation des stimuli hétérogènes : Lorenz, 1939 ; Seitz, 1940 ; Grassé, 1942 ; Tinbergen, 1951, etc.).

Récapitulation des résultats des expériences sur la valeur réactogène des paramètres physiques du signal acoustique déclencheur de phonoréponses. — Seuls les signaux dont la fréquence est comprise entre 500 et 5 000 Hz peuvent déclencher les phonoréponses. Cependant, ils n'ont pas une action égale. Les signaux acoustiques déclencheurs de phonoréponses sont d'autant plus réactogènes que la grandeur de chacun des paramètres du signal se rapproche le plus de celle du signal naturel, soit : deux bandes de fréquences dont l'une est centrée autour de 1 000 Hz et l'autre autour de 2 000 Hz, une modulation périodique d'amplitude de 100 c/s, une durée de signal comprise entre 300 et 1 000 ms. Par contre, les durées de silences entre signaux successifs les plus favorables sont plus brèves que dans les séquences naturelles : entre 300 et 1 000 ms au lieu de 1 500 et 2 500 ms.

Par contre, les paramètres, dont aucune relation avec la valeur réactogène du signal n'a pu être mise en évidence, sont la variabilité et la forme de l'enveloppe.

Parmi les signaux expérimentaux respectant les valeurs obligatoires du paramètre fréquence, tout un groupe de signaux sont faiblement réactogènes, ils ne sont efficaces que quelques minutes (une quinzaine) avant le début de la phase nyctémérale d'activité acoustique, et pendant cette phase. Ce sont tous les signaux dont la fréquence est supérieure à 2500 Hz, et tous ceux dont la durée est inférieure à 200 ms, et ceci quelles que soient les valeurs des autres paramètres.

Parmi les autres signaux, ceux qui sont continus et ceux qui se répètent à intervalles de temps brefs, de l'ordre de 100 ms, sont moyennement réactogènes ; c'est-à-dire qu'ils provoquent des

phonoréponses à partir du milieu de la « phase sensible ». Les signaux continus étant moins réactogènes que les signaux longs (1 000 et 1 500 ms) qui se répètent à intervalles brefs (100 ms et moins).

Les autres signaux, ceux dont la durée est comprise entre 200 et 1 000 ms et les silences intercalaires entre 200 et 2 000 ms, se classent dans des catégories d'efficacité nettement différentes selon leur constitution. Si leur amplitude est modulée par une fréquence de 100 Hz, ils sont « bons » réactogènes ; si leur amplitude n'est pas modulée, ils ne sont « bons » que s'ils sont formés de bruit blanc ou de 2 000 Hz.

Une augmentation du niveau sonore de la diffusion accroît la valeur réactogène du signal. Plusieurs paramètres concourent indépendamment et conjointement à assurer la valeur réactogène globale du signal.

III. DISCUSSION DES RESULTATS SUR LA VALEUR REACTOGENE DES PARAMETRES PHYSIQUES DU SIGNAL ACOUSTIQUE DECLENCHEUR DE LA REACTION D'APPEL.

Il n'est pas actuellement possible de situer sur quel maillon de la chaîne : récepteur périphérique — système nerveux central — appareil émetteur, l'altération de l'un des paramètres agit et conduit à modifier le pouvoir réactogène du signal, car on ne sait rien de la physiologie de l'audition, du système nerveux central et de la phonation de cette espèce. Par ailleurs, les études de bio-informatique de l'audition en général en sont encore à leur début (Pimonow, 1969).

Toutefois, en ce qui concerne la physiologie de l'audition, on peut se référer aux quelques travaux effectués sur d'autres espèces. C'est ainsi que Schmidt (1964), étudiant l'activité du nerf acoustique chez des espèces d'Hylidés américains, a montré que seules les fréquences comprises entre 100 et 6 000 Hz peuvent provoquer une activité du nerf acoustique. Ce même auteur déclenche des phonoréponses sous l'action de signaux acoustiques lorsque leur fréquence est comprise entre 500 et 6 000 Hz, c'est-à-dire que, au moins pour la partie supérieure du spectre sonore, la valeur des fréquences déclenchantes de phonoréponses est limitée par l'appareil récepteur. Notons également que la fréquence qui provoque une activité du nerf au seuil de pression sonore le plus bas est 1 000 Hz, alors que les fréquences des signaux acoustiques les plus déclencheurs sont comprises entre 2 000 et 3 000 Hz.

Ces résultats rappellent les nôtres, et on peut admettre que si les signaux de fréquences supérieures à 5 000 Hz ne déclenchent pas de phonoréponses, c'est qu'ils n'ont pas été perçus. Par contre,

on ne peut valablement dire que si la fréquence de 2 000 Hz déclenche mieux les phonoréponses, c'est parce qu'elle correspond au maximum de sensibilité de l'oreille.

Il y aurait une adaptation entre les caractéristiques des signaux acoustiques déclencheurs de phonoréponses et la sensibilité aux fréquences du nerf acoustique chez *Rana catesbeiana*. En effet, par des études menées parallèlement sur les fréquences des signaux acoustiques déclencheurs de phonoréponses chez le mâle (Capranica, 1965) et sur les fréquences activant le nerf acoustique (Frischkopf et Goldstein, 1963), ces auteurs montrent que, non seulement les fréquences déclenchantes de phonoréponses sont celles du signal d'appel, mais encore celles auxquelles le nerf acoustique réagit le plus facilement. La coïncidence entre les résultats va encore plus loin : Capranica trouve que l'adjonction d'énergie dans une bande de fréquences située entre celles du signal naturel annule toute valeur réactogène au signal précédemment efficace, et de leur côté les neuro-physiologistes ont montré que, sous l'action de ces fréquences, l'activité de certaines fibres acoustiques est inhibée. Ces auteurs arrivent à considérer l'oreille comme un « mating call detector » (Frischkopf, Capranica, Goldstein, 1968). De plus, la cadence de répétition des impulsions la plus favorable, aussi bien pour le déclenchement des phonoréponses que pour l'activité du nerf acoustique est d'environ 100/s (op. cit. et Capranica, Sachs et Murray, 1963).

Les résultats de Capranica (1965) sont surprenants. Ils vont à l'encontre des observations des naturalistes qui ont maintes fois observé que le déclenchement des coassements des grenouilles peut être provoqué par des bruits très divers. En ce qui nous concerne, chaque fois que nous avons travaillé sur une population mixte de *Hyla meridionalis* et de *Rana ridibunda perezi*, nous avons très aisément déclenché les phonoréponses de ces Ranidés, la seule condition (indépendamment de la marge de fréquences) étant que les signaux soient assez longs (de l'ordre de 500 ms et au-dessus). Nous avons également déclenché, dans les mêmes conditions, les phonoréponses de *Bufo calamita*.

Il ne semble donc pas que les résultats de Capranica puissent s'expliquer par des différences de réactions entre genres d'Amphibiens. Par contre, il se pourrait que les conditions de maintien des animaux interviennent. En effet, cet auteur a travaillé sur des individus captifs dans un environnement entièrement artificiel ; les mâles soumis à l'expérience n'ont peut-être jamais atteint un niveau d'excitabilité suffisant pour que des signaux de structure très éloignée de celle du signal de l'espèce aient pu être réactogènes. Les animaux sont cependant excitables mais il faut leur fournir un signal d'une très grande valeur réactogène, à savoir un signal dont les paramètres sont identiques à ceux du signal de l'espèce. Il se pourrait donc que *Rana catesbeiana*, étudiée dans

des conditions naturelles, réagisse comme les autres Amphibiens et réponde vocalement à des signaux acoustiques très divers.

Il serait alors intéressant de savoir ce que devient l'activité du nerf acoustique dans ces mêmes conditions et de connaître si l'adaptation observée entre caractéristiques des fréquences des signaux déclencheurs de phonoréponses et d'influx nerveux demeure.

Cette hypothèse qui tend à expliquer les différences de résultats obtenues sur *Rana catesbeiana* et sur *Hyla meridionalis* ne signifie pas que les deux espèces réagissent en toutes circonstances de façon comparable. En effet, leurs réactions à la captivité sont tout à fait différentes, de même que leur sensibilité aux signaux acoustiques ; mais il semble qu'il s'agisse plutôt d'une différence qui se situe au niveau des réactions à la captivité ou au niveau des perturbations du rythme d'activité nyctémérale, plutôt qu'à celui de la signalisation acoustique. En effet, Capranica obtient chez *Rana catesbeiana* des réponses stables, c'est-à-dire que quel que soit le jour ou l'heure de l'expérience les réactions déclenchées sont comparables et les résultats homogènes, alors que chez les Hylidés captifs, il est ou non possible de déclencher des phonoréponses. Lorsqu'on peut en obtenir, c'est avec une grande variété de signaux, ainsi que l'on noté également Busnel et Dumortier (1956), ainsi que Schmidt (1964). Il n'est alors pas possible de prédire, du moins actuellement, les réponses aux essais expérimentaux — prédiction que peut faire Capranica pour *Rana catesbeiana* et qu'il est maintenant possible de faire à propos de *Hyla meridionalis* étudié en liberté dans des conditions d'environnement naturel.

En résumé, les différences observées entre les valeurs réactogènes des diverses fréquences porteuses ou non de modulation d'amplitude pourraient correspondre à une première analyse du signal effectué par l'organe sensoriel périphérique, qui filtrerait dès l'entrée une partie des informations du monde extérieur ; quant aux exigences des paramètres de durée, elles pourraient être en partie expliquées par des règles d'alternance entre stimulation sonore et phonoréponses mises en évidence par ailleurs (Paillette, résultats inédits).

CONCLUSION

Ce type d'étude s'attache à retrouver quels sont les critères retenus par l'espèce pour l'identification d'un signal. Le moyen utilisé par l'expérimentateur est de provoquer, sous l'influence d'un signal reconnu comme réactogène et modifié expérimentalement, le déclenchement d'une réaction donnée.

Il est donc tout d'abord nécessaire de connaître la réaction servant de test, les circonstances de son apparition et ses différents

aspects car sous l'action d'un même signal elle peut être variable selon les circonstances, c'est-à-dire que celles-ci sont prises en compte et peuvent être considérées comme ayant pour l'espèce valeur d'information.

L'importance d'une telle analyse est particulièrement évidente dans la réaction d'appel de la rainette, laquelle peut, ou non, être déclenchée selon la saison et l'heure d'expérimentation, et ce pour des signaux très divers.

L'expérimentation systématique au cours du temps a permis de mettre en évidence une variation de la sensibilité aux signaux acoustiques qui suit le cycle nycthéral d'activité. Ceci montre que les moyens mis en œuvre pour la reconnaissance du signal varient avec l'état de l'animal.

En appliquant la loi de sommation des stimuli et en considérant, non seulement les stimuli que représentent les divers paramètres efficaces du signal, mais aussi en admettant que l'accroissement de la sensibilité aux stimulations sonores correspond à une stimulation d'origine interne, on peut schématiquement représenter l'ensemble des résultats expérimentaux comme dans la figure 6.

Il semble bien qu'il soit nécessaire de fournir une certaine « quantité de stimulation », quantité d'autant plus faible que l'animal est plus motivé. Ceci joue aussi au niveau du nombre de signaux à fournir par unité de temps qui est d'autant plus grand que l'animal est plus éloigné de la « phase active ».

Cependant, n'importe quelle stimulation acoustique n'est pas efficace. Il est nécessaire de respecter certaines règles. Certains paramètres du signal de l'espèce sont plus réactogènes que d'autres ; ils déforment l'image objective de ce signal telle que les appareils de mesure la montrent et lui donnent une forme en quelque sorte caricaturale. On peut dire que le signal perçu par l'animal est une caricature dite « caricature significative » par rapport à l'image objective du signal.

Nous avons montré quels sont les paramètres les plus réactogènes dans le déclenchement de la réponse sonore et par conséquent, nous avons donné une image de la « caricature significative » pour cette réaction. Cependant, il est possible que dans d'autres réactions les « caricatures significatives » soient différentes : tel paramètre inefficace dans une réaction donnée pouvant avoir une valeur réactogène dans une autre, ou encore, le classement des valeurs réactogènes des différents paramètres se faisant dans un autre ordre.

Il arrive que des signaux très dégradés déclenchent encore une réponse ; on peut donc, a priori, essayer d'évaluer le taux de redondance du signal. Si on teste l'intelligibilité par la présence de la réponse, on remarque que le taux de redondance varie avec l'intensité sonore et le moment de la diffusion. Ainsi, diffusé la

nuit à fort niveau sonore il est maximum pour s'annuler progressivement si le niveau de l'émission ou la motivation sont plus faibles. En effet, un plus grand nombre de paramètres est progressivement nécessaire et seul le signal de l'espèce (dans l'ensemble des signaux étudiés) est finalement réactogène.

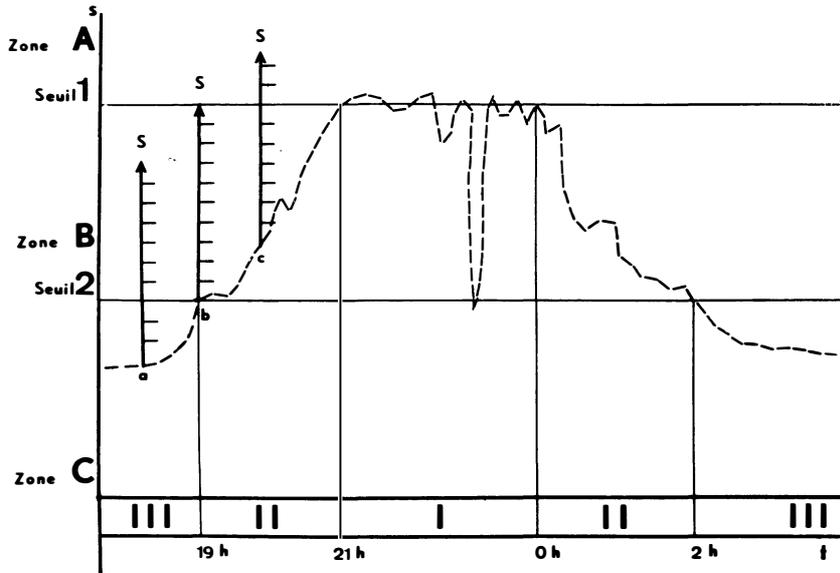


Fig. 6. — Schéma illustrant la règle de sommation des stimuli.

En tiret, une représentation schématique de la variation de sensibilité (s, en ordonnée) aux stimulations acoustiques au cours du temps (t, en abscisse) et rappel des phases correspondantes :

I. Phase d'activité acoustique spontanée (phase active).

II. Phase silencieuse mais sensible aux stimulations acoustiques qui provoquent alors des phonoréponses (phases sensibles).

III. Phase silencieuse et insensible aux stimulations acoustiques.

Zone A : au-delà du seuil 1, l'animal coasse spontanément. Cet état est atteint au cours de la phase I.

Zone B : niveau de sensibilité compris entre les seuils 1 et 2 et atteint au cours de la phase II.

Zone C : niveau de sensibilité inférieur au seuil 2 et atteint au cours de la phase III. Une stimulation sonore spécifique S contenant tous les paramètres réactogènes, appliquée en a (avant que la sensibilité ait atteint le seuil 2) ne permettra pas d'atteindre le seuil de déclenchement de l'émission sonore (seuil 1) ; appliqué en b (niveau du seuil 2) tous les paramètres de la stimulation seront nécessaires, alors qu'en c (au-delà du seuil 2) une partie d'entre eux suffit.

On est donc obligé d'admettre que les divers paramètres de la forme qui sera « reconnue » peuvent être déformés, ce qui sous-entend une absence de sélectivité dans les systèmes de filtres périphériques et centraux et la mise en marche d'un mécanisme de reconstitution à partir d'éléments qui n'ont plus qu'une forme approchée de celle du signal de l'espèce. Cependant, l'intelligibilité

et en quelque sorte la reconnaissance sont plus ou moins sélectives. Cette sélectivité est le reflet d'un certain état psycho-physiologique de l'animal qui se modifie périodiquement au cours du cycle nyctéméral.

Sur le plan évolutif, cette absence de sélectivité peut s'interpréter par le fait que les espèces sympatriques ont des signaux très différents et qu'il n'y a jamais de confusion possible, du moins pour *Hyla meridionalis* dans le milieu étudié.

Quels que soient les rôles du signal d'appel, la stimulation acoustique fournie par les mâles conduit les divers individus à coasser plus souvent et par conséquent à rendre ce signal plus efficace.

Par la synchronisation des séquences d'appel individuel en séquences d'appel collectif, l'intensité sonore globale des signaux du groupe est augmentée et le signal porte plus loin. De plus, il est possible que les interruptions de l'émission collective favorisent la localisation et augmentent le pouvoir stimulant du signal. Ceci rendrait alors le signal d'appel des séquences collectives d'autant plus efficace dans l'attraction des mâles et des femelles vers les lieux de ponte.

Grâce à l'alternance des coassements des individus voisins, chaque mâle est plus facilement localisable, que ce soit par les mâles (respect du territoire du voisin) ou par les femelles (choix du partenaire).

Les animaux se stimulent les uns les autres et même les mâles faiblement motivés coassent. Dans la mesure où l'émission vocale a un rôle au niveau de l'individu (attraction de femelles), les mâles ainsi stimulés deviennent donc capables de le jouer.

RESUME

Les signaux d'appel des mâles de rainettes *Hyla meridionalis* sont formés d'une quarantaine d'impulsions émises à la cadence d'environ 100/s aux températures les plus fréquentes (de 15 à 18° C). Leur durée est comprise entre 300 et 600 ms. Le maximum d'énergie est situé dans deux bandes de fréquences centrées autour de 1 000 et 2 000 Hz. Ces signaux sont émis par séquences. Les silences séparant les signaux d'appel successifs sont le plus fréquemment compris entre 1 et 3 s.

Ce signal diffusé d'avril à juin, pendant la phase nocturne d'activité vocale des mâles (« phase active ») et les quelques heures qui la précèdent et lui succèdent (« phases sensibles ») déclenche régulièrement l'émission des signaux d'appel. En dehors de ces périodes, les réponses sont occasionnelles. Par dégradation et synthèse du signal, on en a recherché les para-

mètres physiques responsables du déclenchement de la réponse sonore.

Les paramètres étudiés sont : l'irrégularité de l'ensemble du signal, la fréquence sonore (de 500 à 10 000 Hz), la modulation périodique de l'amplitude (nulle, 50 Hz, 100 Hz), le temps d'établissement et d'extinction de l'amplitude maximale de chaque signal (du minimum au maximum), la durée des signaux (de 20 ms à 1 500 ms et signal continu) et des silences intercalaires (nul à 2 000 ms).

Selon le moment de l'expérimentation, il est nécessaire de respecter un plus ou moins grand nombre de paramètres. Lors de la « phase active » tous les signaux testés déclenchent les phonoréponses s'ils contiennent de l'énergie sonore entre 500 et 5 000 Hz. Plus le moment de l'expérience s'éloigne de la « phase active », plus la structure du signal doit être proche de celle du signal de l'espèce ; par contre, les durées de silences entre signaux successifs les plus favorables sont plus brèves que dans les séquences naturelles : de 300 à 1 000 ms. Il y a sommation des valeurs réactogènes des divers paramètres du signal.

Les variations périodiques de sensibilité soulignent l'importance des méthodes comparatives et posent le problème de la quantification des résultats.

SUMMARY

The mating calls of the tree-frog *Hyla meridionalis* comprise about 40 pulses. At the outside temperature of 15 to 18° C, the pulse rate is about 100/s. The length of the signal varies from 300 to 600 ms. Most of the energy is carried around frequencies of 1 000 and 2 000 Hz. Mating calls are uttered in series. The silences between two successive mating calls varies from 1 to 3 s. When this signal is played back from April to June, during the nocturnal period of vocal activity of the males (« active phase »), and during a few hours before and after it (« sensible phases »), it elicits the calling of the males. Outside these periods, phonoreponses are occasional. The physical parameters responsible for a reaction have been investigated by destruction and synthesis of acoustic signals.

The parameters studied are : irregularity of the signal, acoustic frequency (from 500 to 10 000 Hz), periodic modulation of the sound level (nil, 50 Hz, 100 Hz), rise decay time of the level, duration of the signals (from 20 ms to 1 500 ms, and continuous signal) and of the silences between successive signals (nil to 2 000 ms).

The number of parameters needed to elicit the reaction

depends on the time of experimentation. During the « active phase » every signal studied triggers a response so long as it carries energy between 500 and 5 000 Hz. The further away from the « active phase » that experimentation occurs, the more the structure of the signal should resemble the natural one, except for the time between two successive signals which is shorter than in natural sequences (300 to 1 000 ms).

There is summation of the reactogen value of each parameter.

Periodic variation of the sensitivity to acoustic stimuli emphasizes the importance of comparative methods, and poses the problem of the quantification of results.

REMERCIEMENTS

Je remercie MM. et Mmes les Professeurs G. Cousin, D. Albe-Fessard, P. Buser, J. Le Magnen et Y. Leroy qui ont bien voulu s'intéresser à ce travail. Leur accueil et leurs critiques avisés m'ont été une aide et un encouragement précieux.

Je remercie également M. R.-G. Busnel, Directeur du Laboratoire de Physiologie Acoustique qui a bien voulu accepter de diriger ce travail.

Je dois aux membres de la Commission de Physiologie du C.N.R.S. l'appui matériel efficace qui m'a permis de me consacrer entièrement à mon travail expérimental, qu'ils veuillent bien trouver ici l'expression de ma plus vive gratitude.

Je souhaite aussi remercier les collègues qui m'ont aidée dans la réalisation du travail, et en particulier, MM. Combes, Delcourt, Knœpffler, Legoux, Mme Niaussat et M. Petter.

BIBLIOGRAPHIE

- AWBREY, F.T. (1965). — *An experimental investigation of the effectiveness of anuran mating calls as isolating mechanisms*. Univ. Texas, Austin, Texas, v et 119 pp., Thesis.
- BOGERT, C.M. (1960). — The influence of sound on the behavior of Amphibians and Reptiles. « *Animal Sounds and Communication* », Ed. W.E. Lanyon, W.N. Tavolga, Publ. n° 7, Am. Inst. Biol. Sci., Washington 6, D.C., U.S.A., 137-320.
- BLAIR, W.F. (1963). — Acoustic behaviour of Amphibia. « *Acoustic Behaviour of Animals* », Ed. R.G. Busnel, Elsevier Publ. Co., Chapter 23, 694-708.
- BLAIR, W.F. (1968). — Amphibians and Reptiles. « *Animal Communication* », T.A. Sebeok, Ed., Indiana Univ. Press, Bloomington, Chapter 14, 289-310.
- BREMOND, J.-C. (1968). — Recherches sur la sémantique et les éléments vecteurs d'information dans les signaux acoustiques du Rouge-gorge. (*Erythacus rubecula* L.). *La Terre et la Vie*, 23 : 109-220.
- BUSNEL, R.-G. et DUMORTIER, B. (1955). — Phonoréactions de mâles d'*Hyla arborea* à des signaux acoustiques artificiels. *Bull. Soc. Zool., France*, 80 : 66-69.
- BUSNEL, R.-G. ; DUMORTIER, B. et BUSNEL, M.-C. (1956). — Recherches sur le comportement acoustique des Ephippigères (Orthoptères, Tettigoniidæ). *Bull. Biol.*, n° 3 : 219-286.
- BUSNEL, R.-G. et GIBAN, J. (1960). — La protection acoustique des cultures et autres moyens d'effarouchement des oiseaux. *Ann. Epiphyties*, 11, n° hors série, 1-246.
- CAPRANICA, R.R. (1965). — *The evoked vocal response of the Bullfrog*. Research Monograph n° 33, M.I.T. Press, Cambridge, Mass., U.S.A., x et 110 pp.

- CAPRANICA, R.R. ; SACHS, M. and MURRAY, M.J. (1963). — B. Auditory discrimination in the Bullfrog. xvi. *Communications Biophysics*, M.I.T. Res. Lab. *Electr. Quart. Progress Rep.*, n° 71 : 245-249.
- DUCELLMAN, W.E. (1967). — Social organization in the mating calls of some neotropical Anurans. *Am. Midl. Nat.*, 77 : 156-163.
- DUMORTIER, B. (1963). — Ethological and physiological study of sound emissions in Arthropoda. « *Acoustic Behaviour of Animals* », R.G. Busnel, Ed., Elsevier Publ. Co., Chapter 21 : 583-654.
- EMLEN, S.T. (1968). — Acoustical communication in the indigo bunting. *Am. Zool.*, 8 : 694.
- FALLS, J.B. (1963). — Properties of bird song eliciting responses from territorial males. *Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr.* : 259-271.
- FOSTER, W.A. (1967). — Chorus structure and vocal response in the Pacific Tree Frog. *Hyla regilla*. *Herpetologica*, 23 : 100-104.
- FRISHKOPF, L.S. ; CAPRANICA, R.R. and GOLDSTEIN, M.H. (1968). — Neural coding in the Bullfrog's auditory system. A teleological approach. *Proc. IEEE*, 56 : 969-980.
- FRISHKOPF, L.S. and GOLDSTEIN, M.H. (1963). — Responses to acoustic stimuli from single units in the eighth nerve of the Bullfrog. *J.A.S.A.*, 35 : 1219-1228.
- GRASSE, P.-P. (1942). — L'essaimage des Termites. Essai d'analyse causale d'un complexe instinctif. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 76 : 347-382.
- HEILIGENBERG, W. (1966). — The stimulation of territorial singing in House Crickets (*Acheta domesticus*). *Z. vergl. Physiol.*, 53 : 114-129.
- JONES, M.D.R. (1966). — The acoustic behaviour of the Bush Cricket *Pholidoptera griseoptera*. 2. Interaction with artificial sound signals. *J. Exp. Biol.*, 45 : 31-44.
- KNEUTGEN, J. (1964). — Beobachtungen über die Anpassung von Verhaltensweisen an gleichförmige akustische Reize. *Z. f. Tierpsychol.*, 21 : 763-779.
- LORENZ, K. (1939). — Vergleichende Verhaltensforschung. *Zool. Anz., Suppl. Bd.*, 12 : 69-102.
- LORENZ, K. und LEYHAUSEN, P. (1969). — *Antriebe tierischen und menschlichen Verhaltens*. R. Piper and Co. Verlag München, 472 pp.
- PAILLETTE, M. (1969). — Les signaux acoustiques de *Hyla meridionalis* Boettger (Amphibiens Anoures). *C.R. Soc. Biol.*, 163 : 74-80.
- PAILLETTE, M. (1970). — Description de l'activité vocale collective de *Hyla meridionalis* Boettger (Amphibiens Anoures). *C.R. Soc. Biol.*, sous presse.
- PIMONOW, L. (1964). — *Introduction à la Bioinformatique de l'Audition*. Volume I. E.P.H.E., G.A.L.F., Paris, 178 pp.
- PIMONOW, L. (1969). — *Introduction à la Bioinformatique de l'Audition*. Volume II. E.P.H.E., G.A.L.F., Paris, 164 pp.
- SHAW, K.C. (1968). — An analysis of the phonoreponse of males of the true katydid, *Pterophylla camellifolia* (Fabricius) (Orthoptera : Tettigoniidae). *Behaviour*, 31 : 203-260.
- SCHMIDT, R.S. (1964). — Hearing and responses to calls in Anurans. *Behaviour*, 23 : 280-293.
- SCHNEIDER, H. (1968). — Bio-akustische Untersuchungen am Mittelmeerlaubfrosch. *Z. vergl. Physiol.*, 61 : 360-385.
- SCHWARTZ, D. (1963). — *Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes*. Editions Médicales Flammarion, Paris, 290 pp.
- SEITZ, A. (1940). — Die Paarbildung bei einigen Cichliden I. *Z. Tier. psychol.*, 4 : 40-84.
- SIEGEL, S. (1956). — *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Mc Graw-Hill Book Co., Inc., xvii et 312 pp.
- THIELCKE, G. (1962). — Versuche mit Klangattrapen zur Klärung der Verwandtschaft der Baumläufer *Certhia familiaris* L., *C. brachydactyla* Brehm und *C. americana* Bonaparte. *J. f. Ornithol.*, 103 : 266-271.
- TINBERGEN, N. (1948). — Social releasers and the experimental method required for their study. *Wilson Bull.*, 60 : 6-52.
- TINBERGEN, N. (1951). — *The study of Instinct*. Clarendon Press, Oxford, xii + 228 pp. Traduit par B. DE ZELICOURT et F. BOURLIÈRE en 1953, Payot, Paris, 308 pp.
- VAN BERGEIJK, W.A. (1967). — Anticipatory feeding behaviour in the Bullfrog (*Rana catesbeiana*). *Anim. Behav.*, 15 : 231-238.